

# TRAITÉ D'ALGOLOGIE

INTRODUCTION  
A LA BIOLOGIE ET A LA SYSTÉMATIQUE DES ALGUES

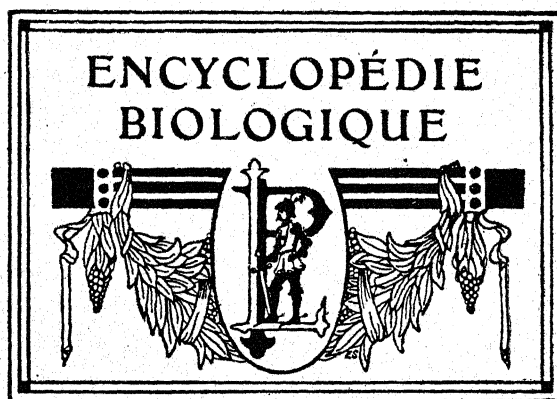
par

**Pierre DANGEARD**

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DES SCIENCES  
DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

---

370 FIGURES



**PAUL LECHEVALIER & FILS**

ÉDITEURS

12, rue de Tournon, 12

PARIS-VI<sup>e</sup>

---

1933

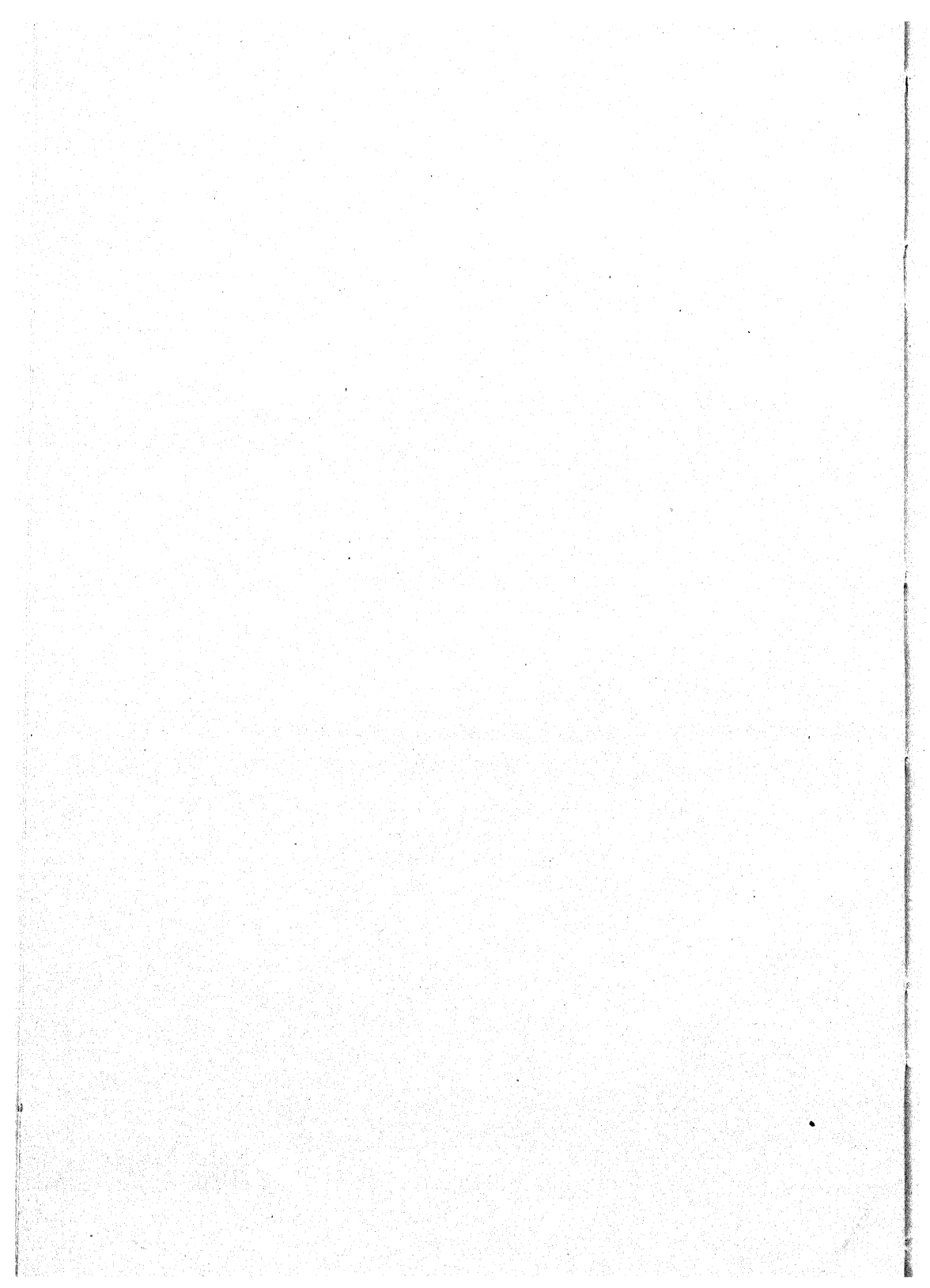
114328

## TABLE DES CHAPITRES

---

	Pages
CHAPITRE I. — Notions générales.....	9
CHAPITRE II. — Biologie, Répartition, Culture, Systématique.....	23
CHAPITRE III. — Les Algues Flagellées, Chrysophycées.....	40
CHAPITRE IV. — Flagellophycées (Chloromonadinées, Euglénidées)....	55
CHAPITRE V. — Dinophycées (Cryptomonadinées, Dinoflagellées).....	67
CHAPITRE VI. — Bacillariophycées (Diatomées).....	86
CHAPITRE VII. — Xanthophycées (Hétérokontées).....	111
CHAPITRE VIII. — Chlorophycées (Classification), Volvocales, Protococ- cales.....	123
CHAPITRE IX. — Ulothricales.....	146
CHAPITRE X. — Siphonocladales.....	167
CHAPITRE XI. — Siphonales.....	178
CHAPITRE XII. — Conjugales.....	192
CHAPITRE XIII. — Charophycées.....	208
CHAPITRE XIV. — Phéophycées, Phéosporées, Ectocarpales, Sphacéla- riales, Cutlériales.....	223
CHAPITRE XV. — Laminariales, Dictyosiphonales, Desmarestiales, Sporo- chnales.....	248
CHAPITRE XVI. — Tiloptéridales, Dictyotales, Fucales.....	272
CHAPITRE XVII. — Rhodophycées, Bangiacées, Floridées.....	299
CHAPITRE XVIII. — Myxophycées.....	342
CHAPITRE XIX. — Cytologie.....	359
CHAPITRE XX. — Physiologie.....	386
CHAPITRE XXI. — Sexualité. Alternance des générations.....	409
CHAPITRE XXII. — Les Algues fossiles.....	428

---



## INTRODUCTION

---

Il est de plus en plus difficile à notre époque de se tenir au courant des progrès réalisés dans une branche quelconque de la science. Les travaux spéciaux sont toujours très dispersés et ils se publient dans le monde entier; les bibliographies qui paraissent sont très longues à consulter, parce qu'elles sont toujours très complètes. La publication de mises au point dans les différents domaines est donc une nécessité. Or nous n'avons pas en France de traité consacré aux Algues et à l'Algologie, sujet pourtant vaste et intéressant et qui a été cultivé chez nous par des savants éminents, au nombre desquels il suffira de citer les plus grands de tous, THURET et BORNET, qui nous ont laissé une œuvre attachante en nous dévoilant quelques-uns des mystères les plus profonds de la Biologie. C'est à leurs recherches et à celles des savants étrangers de la même époque, tels PRINGSHEIM en Allemagne, que nous devons nos connaissances fondamentales sur la fécondation des végétaux.

Sans doute l'exposé de leurs belles découvertes et de celles de leurs successeurs a déjà été faite plusieurs fois, mais il l'a été, soit d'un façon très détaillée et peut-être trop complète pour le lecteur qui n'est pas un spécialiste entraîné, soit au contraire d'une manière trop sommaire pour que le profit soit sérieux.

Notre intention en écrivant un ouvrage sur les Algues, a été de présenter sous une forme accessible et suffisamment résumée pour que la lecture en soit facile, les faits les plus importants de la Biologie de ces végétaux, mis à jour suivant les travaux récents.

Nous avons mesuré toute la difficulté de la tâche et nous voudrions n'avoir pas été trop inférieur au but que nous avons poursuivi.

Nous avons cherché à réaliser une présentation originale, soit du texte et de la description, qui sont établis assez souvent d'après notre propre expérience, soit de l'illustration qui, outre les figures

classiques indispensables, renferme de nombreux dessins inédits que nous avons pu rassembler depuis une dizaine d'années.

Les références bibliographiques les plus importantes à connaître ont été groupées à la fin de chaque chapitre. Les principaux seulement parmi les travaux anciens s'y trouvent cités; quant aux contributions modernes, parues dans les dix dernières années, elles formeront un tableau assez complet. La raison qui nous a conduit à faire cette distinction, c'est qu'il existe de nombreux ouvrages excellents, capables de fournir les références bibliographiques de la période éloignée.

Nous ne saurions oublier en terminant de rendre un juste hommage aux auteurs qui nous ont précédé et dont nous avons mis à profit bien des fois l'érudition et la compétence. Nous avons eu recours particulièrement aux traités bien connus d'OLTMANN, de WEST et FRITSCH, aux répertoires bibliographiques publiés dans le Bulletin de la Société Botanique de France, *La Revue Algologique*. Nous avons consulté avec profit la Revue des travaux parus sur les Algues de 1910 à 1920 par M. DENIS, continuant l'œuvre de FLAHAULT, et de nombreuses brochures françaises et étrangères se trouvant au laboratoire de Botanique de la Sorbonne. Nos remerciements s'adressent à tous ceux qui ont facilité notre tâche et plus particulièrement à M. P.-A. DANGEARD dont la riche bibliothèque personnelle a été pour nous bien précieuse. Nous sommes reconnaissant à notre éditeur, M. P. Lechevalier, d'avoir bien voulu réserver une place à cet ouvrage dans son *Encyclopédie biologique*.

L'ordre des matières que nous avons adopté correspond dans l'ensemble au groupement systématique. Les notions générales, utiles à connaître tout d'abord, occupent les deux premiers chapitres, précédant l'étude particulière des groupes, la plus importante par son étendue. Les données essentielles acquises dans l'examen détaillé des formes et de leur biologie sont finalement réunies dans les trois derniers chapitres consacrés à la Cytologie, la Physiologie, l'alternance des générations et les phénomènes de sexualité.

Paris, le 15 mars 1932.

---

# TRAITÉ D'ALGOLOGIE

---

## CHAPITRE PREMIER

### NOTIONS GÉNÉRALES

---

Les Algues constituent un ensemble important de Végétaux placés à la base du Règne, où la nature de leurs organes de végétation et de reproduction les fait classer parmi les Cryptogames et parmi les Thallophytes dont ils représentent la série colorée.

Deux caractères dominant leur organisation, la simplicité relative de structure et la présence d'un pigment assimilateur. On peut ajouter l'existence très fréquente de la vie aquatique.

Les Algues sont très généralement pourvues de chlorophylle, leur vie est donc essentiellement végétale, basée sur la photosynthèse, comme chez les Plantes supérieures. Grâce à la présence de chlorophylle, les Algues assimilent le carbone atmosphérique, le plus souvent sous forme de gaz carbonique dissous ; elles peuvent mener, pour la plupart, une vie indépendante ou vie *autotrophe* et leur mode de nutrition est dit *holophytique*. Ce genre de vie leur permet de peupler les milieux pauvres en matières organiques, les eaux de la mer, des lacs et des étangs et, lorsqu'elles sont fixées, elles ne demandent le plus souvent à leur support qu'un point d'appui.

Les représentants les plus élevés des Algues sont déjà des Végétaux assez compliqués : certaines d'entre elles se rapprochent par divers côtés des Hépatiques à thalle et des Muscinées qui établissent une transition avec les Plantes vasculaires. Les formes inférieures des Algues, par contre, présentent le degré le plus simple de l'être vivant : ce sont des organismes réduits, microscopiques, unicellulaires et leur caractère végétal devient moins apparent, tandis que se montrent les traits propres à la vie animale. Les plus inférieures des Algues, qui sont des Protophytes, arrivent à ressembler aux Animaux les plus simples, ou Protozoaires, et même à se confondre avec eux. Les uns et les autres sont désignés parfois sans distinction d'origine sous le nom de *Protistes*. La création de ce terme montre bien quelles difficultés l'on rencontre pour appliquer, à ce degré de petitesse, nos idées courantes sur la notion d'animal et de végétal.

Le groupe des Algues qui plonge ses racines jusqu'à la base du Règne végétal présente cet intérêt d'établir un lien entre les êtres vivants les

plus primitifs ou Protistes et les Végétaux supérieurs. Il représente à lui seul, comme série évolutive, comme variété de lignées et de types, beaucoup plus que les Phanérogames, les Cryptogames vasculaires ou même les Champignons considérés isolément.

L'aptitude des Algues à la vie dans des milieux divers entraîne chez elles une variété extraordinaire de formes et de moyens de reproduction.

### Principaux types de structure.

Il n'existe pas chez les Algues de dispositions morphologiques bien définies, telles que tiges, racines et feuilles et, d'autre part, l'Anatomie ne montre jamais l'existence d'éléments vasculaires différenciés, identiques à ceux des Plantes supérieures. C'est ce qu'on exprime en disant que les Algues possèdent un *thalle*.

Chez les types les plus évolués il se produit seulement une spécialisation de certaines cellules en des sens divers (cellules initiales, tubes criblés et cellules conductrices, cellules sécrétrices, etc.) et aussi une spécialisation des organes (stolons, rhizoïdes, crampons, flotteurs, etc) qui ne sont pas

forcément calqués sur les organes analogues des Végétaux vasculaires. La structure unicellulaire se rencontre chez les formes inférieures telles que les Protococcacées. Le type le plus simple peut-être pris chez une *Chlorella* (fig. 1) dont le thalle est une petite sphère de quelques microns de diamètre, vivant dans les eaux douces.

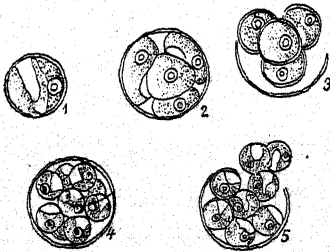


FIG. 1. — *Chlorella vulgaris* : (1) Cellule végétative ; (2, 3, 4, 5) formation de 4 et de 8 autospores, d'après GRINTZESKO.

On trouve chez une Chlorelle les éléments caractéristiques de toute cellule végétale : membrane, protoplasme et noyau. Une partie importante du protoplasme est occupée par un plaste vert

volumineux ou *chloroplaste*, auquel chez les Algues on réserve souvent le nom de *chromatophore* ; une particularité de ce chromatophore est l'existence d'une ou plusieurs régions différenciées de sa substance qui font légèrement saillie à sa surface, les *pyrénoïdes*, autour desquels se voient fréquemment des grains d'amidon disposés en couronne.

Dans le protoplasme s'observent de petites vacuoles colorables vitalemment par le rouge neutre ou le bleu de crésyl. L'existence de cytosomes ou mitochondries, bien que non démontrée encore chez les Chlorelles, est probable ; on connaît ces éléments dans la cellule des principaux types d'Algues. Il y a là sans doute un caractère constant de la cellule.

Beaucoup d'Algues unicellulaires sont d'autre part mobiles ; nous trouvons un cas de ce genre dans un *Chlamydomonas* (fig. 2, c) petite forme

flagellée qui pullule parfois dans certaines mares dont elle colore l'eau en vert, ou dans un *Polytoma* (fig. 2) qui a sensiblement la même structure, mais qui est incolore.

Le corps est ovale ou pyriforme, entouré d'une membrane assez épaisse. Les principales particularités sont l'existence de deux fouets de protoplasme différencié, les *flagelles*, qui s'insèrent à l'avant de la cellule et déterminent par leurs battements la progression plus ou moins rapide du *Chlamydomonas*. La base des deux flagelles est fixée sur deux corpuscules de protoplasme différencié qu'on appelle les *blépharoplastes* et l'un de ceux-ci est relié à un centrosome situé à la surface du noyau, par un filet colorable, le *rhizoplaste*. Deux petites vacuoles spécialisées (*vp*), à paroi élastique, se vident alternativement par un mouvement de pulsation: ce sont les *vacuoles pulsatiles* auxquelles on suppose un rôle excréteur: elles sont situées à l'avant du corps au voisinage de la base des flagelles. Dans la même région, un corps protoplasmique imprégné de carotène et coloré en rouge constitue le *stigma* ou point oculiforme (*st*).

Le chromatophore, le protoplasme, le vacuome sont analogues à ceux d'une *Chlorelle*. On peut considérer que la complication plus grande de la cellule de *Chlamydomonas* par rapport à celle de *Chlorelle* est en relation avec le régime locomoteur. Le *Chlamydomonas* n'est pas une cellule quelconque, c'est une cellule pourvue d'un appareil moteur, et l'ensemble des flagelles, des blépharoplastes, du rhizoplaste et du centrosome représente l'*appareil neuro-moteur* (KOFOLD), encore appelé *cinétide* (CHATTON, 1924).

En réalité c'est la forme flagellée, comme le *Chlamydomonas*, qui représente le type primitif et la forme immobile, protococcoïde, comme la *Chlorella*

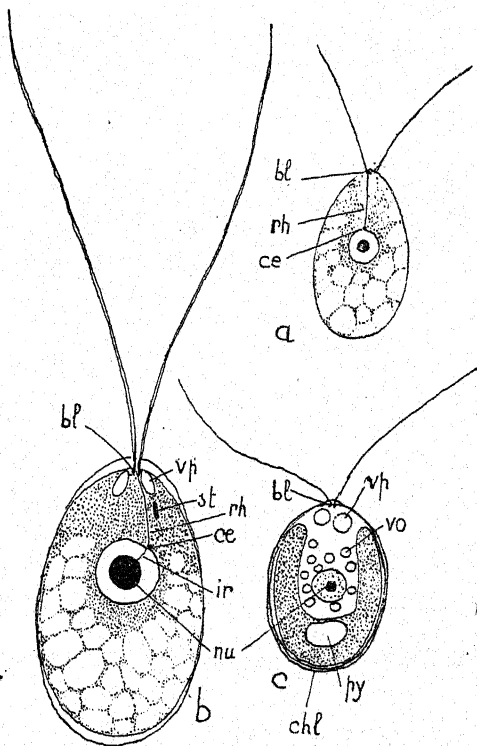


FIG. 2. — a, b. *Polytoma uvella*: (a) d'après P. A. DANGEARD (1902); (b) d'après ENTZ, tiré de PASCHER (1927). — c. *Chlamydomonas* (figure 1/2 schématique): (*chl*) chloroplaste; (*py*) pyrénoïde; (*nu*) nucléole; (*vo*) vacuoles ordinaires; (*vp*) vacuoles pulsatiles; (*bl*) blépharoplaste; (*st*) stigma; (*rh*) rhizoplaste; (*ce*) centrosome, (*ir*) prolongement intranucléaire du rhizoplaste.

doit être considérée comme dérivée de la première par suppression de la motilité et des attributs que cette faculté entraîne avec elle.

La membrane des Algues comporte d'ordinaire, comme celle des autres végétaux, de la cellulose associée à des composés pectiques, mais ces derniers sont souvent prépondérants et même parfois ils sont seuls représentés à l'exclusion de la cellulose (Diatomées). La membrane des Algues doit à sa richesse en composés pectiques de donner souvent naissance à des produits dérivés qui sont des mucus ou des gelées dont s'entoure la cellule.

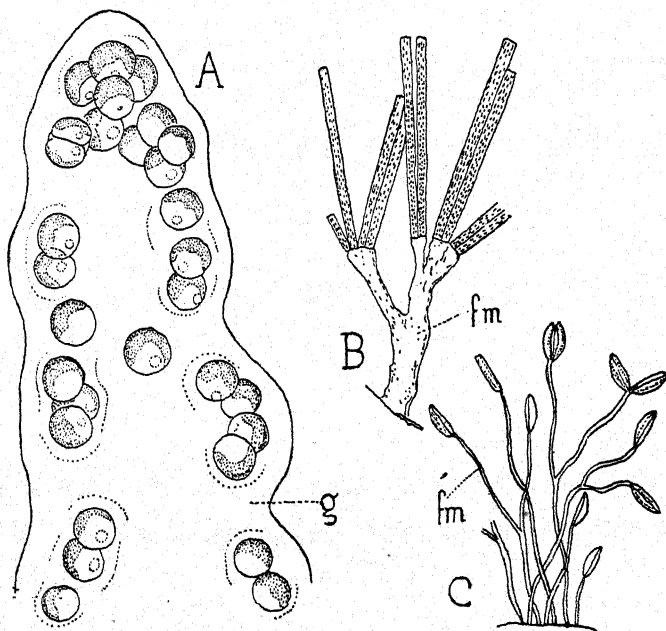


FIG. 3. — A. Colonie palmelloïde de *Celloniella* (Chrysophycées) d'après PASCHER (1929). — B. Colonie dendroïde de *Synedra fulgens*. — C. de *Cymbella cystula* : (g) gelée, (fm) filament muqueux.

Lorsque plusieurs cellules restent réunies après division dans une gelée commune, on dit qu'il y a formation d'un état *palmelloïde* : c'est une sorte d'état colonial qui est très fréquent chez les Algues (fig. 3 A).

Lorsque la gelée au lieu d'englober les individus forme une sorte d'arbre ramifié qui porte les cellules, on a affaire à un autre type colonial représenté par exemple chez les Diatomées (*Gomphonema*), les Chlorodendracées, etc. (fig. 3 B, C).

Ces colonies représentent des associations assez lâches d'individus, tandis que dans d'autres cas les groupements réalisés ont une véritable individualité : tels sont les types de colonies réalisées dans le groupe des Volvocales (fig. 4) et qui peuvent être soit mobiles comme dans les

*Gonium*, *Eudorina*, *Pleodorina*, *Volvox*, soit immobiles comme dans les *Pediastrum*, *Hydrodictyon*.

Le type le plus simple de colonie mobile peut être pris dans le *Gonium sociale* (fig. 4) qui comporte seulement 4 cellules mobiles du type *Chlamydomonas* réunies par un peu de gelée. Le nombre des cellules est généralement un multiple de 4, par exemple 16 ou 32 (*Eudorina*). Il peut être de plusieurs milliers de cellules chez les *Volvox*. Ces derniers (fig. 123) forment des colonies sphériques ou légèrement oblongues dont la périphérie est occupée par de très nombreuses cellules flagellées. On peut reconnaître dans ces colonies un pôle antérieur qui est dirigé en avant dans la marche et un pôle postérieur en arrière, où se forment des organes reproducteurs. Les

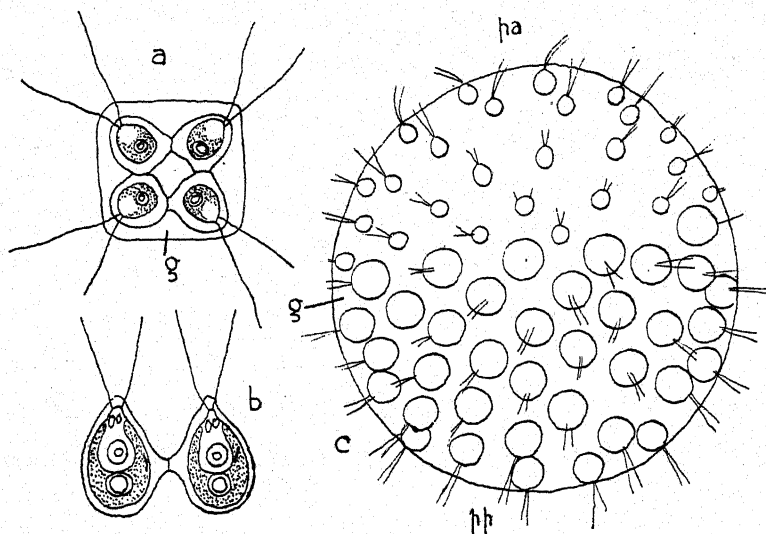


FIG. 4. — a, b. *Gonium sociale* : cénobe vu de face (a) et de profil (b) d'après R. CHODAT (1902). — c. *Pleodorina californica* d'après CHATTON (1911) : (pa) pôle antérieur ; (pp) pôle postérieur ; (g) gelée.

*Volvox* sont donc mieux que des groupements quelconques d'individus et l'on réserve souvent à ce genre de colonies le nom de *cénobes*.

On connaît des cénobes dépourvus de motilité : les *Pediastrum* (fig. 129) et les *Hydrodictyon* (fig. 128) par exemple. Les *Hydrodictyon* que l'on rencontre rarement dans les eaux stagnantes forment des réseaux colorés en vert et visibles à l'œil nu. Ils tirent leur origine de spores qui, après un moment de liberté très court, se réunissent et se soudent entre elles par leurs prolongements pour réaliser un réseau.

L'état unicellulaire et l'état colonial sont souvent en relation chez les Algues avec la vie flottante. Chez les formes fixées, c'est la structure pluricellulaire qui domine avec les thalles du type filamenteux, lamelleux, parenchymateux ou massifs. Un cas particulier intéressant est celui que

nous offrent les Algues Siphonées dont le thalle, bien que parfois très compliqué, n'est pas normalement cloisonné. C'est l'état dit *cénocytique*

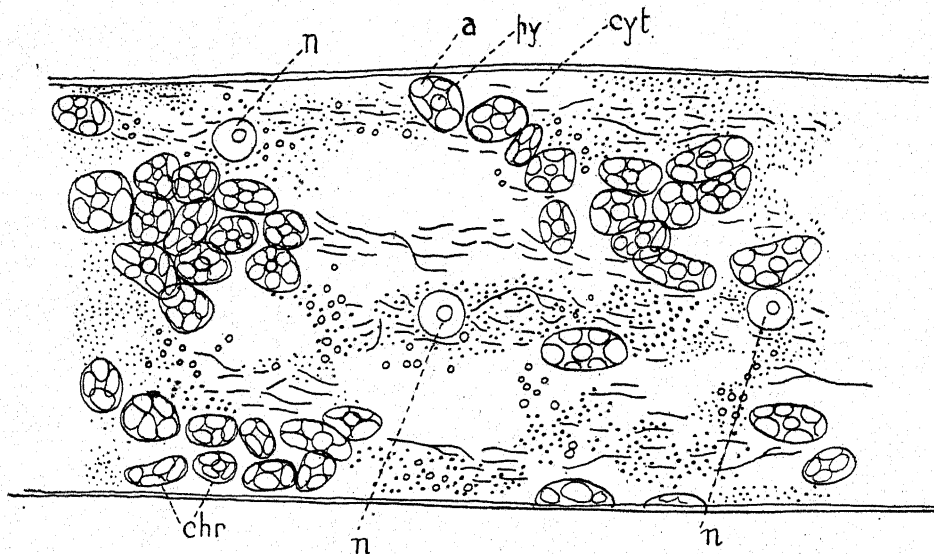


FIG. 5. — Portion d'un thalle siphonné de *Bryopsis hypnoides* (structure cénocytique); (n) noyaux; (chr.) chromatophores avec des pyrénoïdes (py) et de l'amidon (a); (cyt.) cytosomes,  $\times 1350$ . Original.

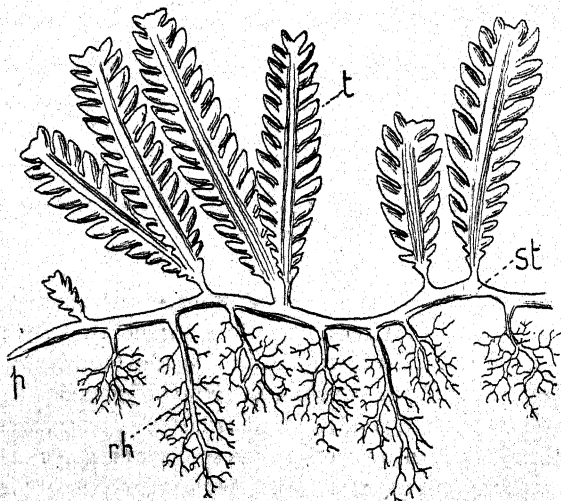


FIG. 6. — *Caulerpa crassifolia* (Ag.) J. G. Ag. Thalle (gr. nat.), d'après SACHS: (st) tige couchée avec son point de végétation (p); (rh) rhizoïdes; (t) rameaux dressés garnis de « feuilles ».

qui s'observe chez les Vauchéries par exemple (fig. 352) ou chez les *Bryopsis* (fig. 5). L'unité cytologique n'est plus la cellule, mais l'énergide représen-

tée à des milliers d'exemplaires correspondant à chaque noyau et au protoplasme qui l'entoure.

Les *Caulerpa* (fig. 6), nombreuses dans les mers chaudes, sont aussi des Siphonées dont la morphologie atteint une complication assez grande, puisqu'on peut y distinguer des sortes de tiges, des sortes de racines et des sortes de feuilles.

Chez les Algues filamenteuses cloisonnées, les divisions cellulaires répétées dans la même direction produisent un filament, fixé par sa cellule basale qui perd ordinairement sa chlorophylle et se transforme en un rhizoïde. Fréquemment les cellules voisines de la cellule inférieure concourent également à la fixation ; le filament s'accroît par des divisions intercalaires, ou par des divisions localisées dans la cellule terminale ; il peut être simple ou ramifié ; après avoir été fixé pendant quelque temps, il peut se libérer et flotter ensuite librement.

La structure en lame, composée d'une ou plusieurs assises cellulaires, est fréquente chez les Algues (*Porphyra*, *Monostroma*, *Ulva*, etc.). Une lame peut être fixée par des rhizoïdes soudés en un disque de fixation, mais elle peut également, après avoir été fixée, devenir libre et flottante.

Le degré de complication le plus grand résulte de la formation d'un thalle massif, donnant une structure analogue à celle d'un parenchyme (*Fucus*, *Laminaires*, etc.). La morphologie peut être assez complexe par suite de la présence de pseudo-feuilles : ces dernières peuvent avoir des sortes de nervures. L'appareil de fixation comporte souvent des crampons ou émergences du thalle adhérent étroitement au support.

Dans l'intérieur des tissus peuvent s'observer des cellules différenciées telles que, tubes à parois criblées, canaux mucifères, cellules glandulaires (fig. 7) et la croissance est dévolue à des cellules spéciales, isolées ou groupées en méristèmes.

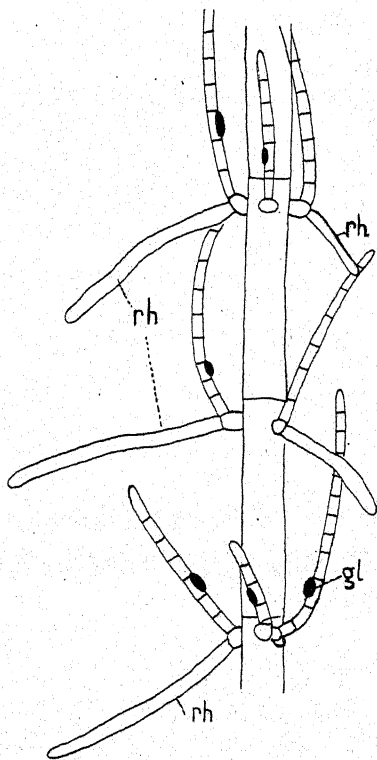


FIG. 7. — *Antithamnionella sarniensis* : rameau couché avec des rhizoïdes (rh) ; (gl) cellules glandes. Original.

## La reproduction.

Le terme de reproduction s'applique à des phénomènes fort différents ; les uns servant à la multiplication des individus dans les périodes favorables, les autres assurant la conservation de l'espèce au moment où les conditions deviennent mauvaises, les autres produisant une rénovation de la cellule, une sorte de rajeunissement qui intervient dans certaines conditions et qui

est réalisé surtout par la fusion nucléaire (reproduction sexuée).

La multiplication peut être assurée chez les Unicellulaires par simple division du corps en deux moitiés : c'est la division binaire ou scissiparité (fig. 8). Après la division, chaque moitié devient libre, s'accroît et devient un individu comparable au premier. Il est bon de noter que la division dans ce cas, n'est pas généralement rigoureusement égale. S'il s'agit d'une cellule flagellée par exemple, l'appareil neuro-moteur de l'une des cellules-filles est formé « de novo » après la division des centrosomes et des blépharoplastes, c'est ce que montre la fig. 9 pour la division d'une Polyblépharidée (*Pyramidomonas*) (voir aussi fig. 9 b, d). S'il s'agit de la division d'une cellule enve-

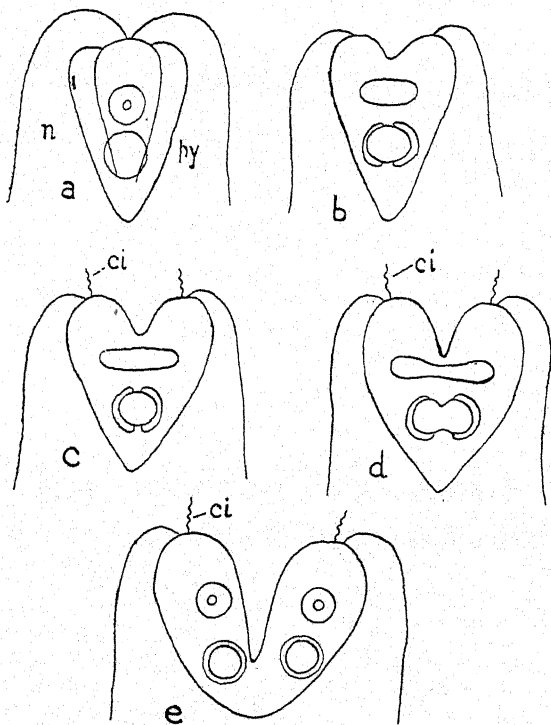


FIG. 8. — *Stephanoptera Fabreæ* P. A. D. : (a) individu végétatif ; (b, c, d, e) stades successifs de la division longitudinale ; (n) noyau ; (py) pyrénioïde ; (ci) cil de nouvelle formation d'après P. A. DAN-GEARD (1912).

loppée d'une carapace, cette dernière est rejetée toute entière ou divisée inégalement (fig. 59). Les autres constituants de la cellule (noyau, chromatophores, vacuome) se répartissent d'ordinaire également entre les cellules-filles ; cependant, exceptionnellement, dans des cellules pourvues d'un seul plaste, le chromatophore ne se divisant pas, l'une des cellules née de la bipartition sera dépourvue de plaste (forme incolore *apoplastide*). La plupart du temps le corps se partage en un certain nombre d'éléments

plus petits à l'intérieur de la cellule-mère : ces éléments sont des *spores* et l'on donne le nom de sporulation à ce procédé de multiplication. Lorsque les spores avant leur libération, ont déjà acquis tous les caractères de la cellule-mère, sauf la taille, on dit qu'il s'agit d'*autospores* (Chlorelle) (fig. 1). Les spores sont fréquemment mobiles au moyen de flagelles, ce sont alors des *zoospores* (fig. 10) qui présentent d'ordinaire une structure comparable à celle que nous avons décrite chez le *Chlamydomonas*. Le nombre des flagelles est variable ; il est souvent de deux ou de quatre ; il existe un ou plusieurs chromatophores et fréquemment un stigma. On connaît enfin quelques exemples de spores mises en liberté à l'état amiboïde.

Les zoospores sont souvent sensibles à la direction de la lumière, c'est-à-dire *phototactiques* et, après une vie mobile assez courte, elles se fixent, perdent leurs flagelles et redonnent une cellule semblable à celle qui leur a donné naissance.

La production de zoospores est souvent facultative et dépend étroitement des conditions de milieu. Il arrive que les spores à leur sortie du sporange ne deviennent

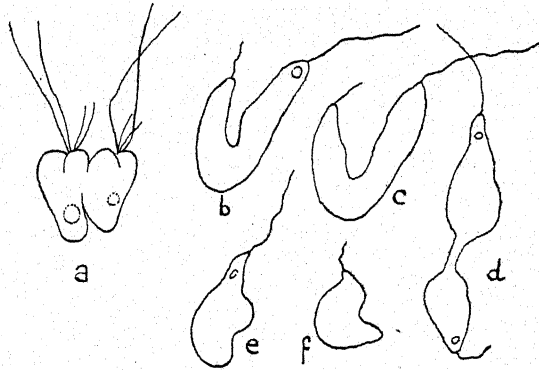


FIG. 9. — (a) Division de *Pyramidomonas Pascheri*, d'après PASCHER ; (b, c, d) Stades successifs de la division d'un *Astasia* ; (e, f) les deux produits de la division, d'après P. A. DANGEARD (1902).

pas mobiles, elles s'arrondissent et s'accroissent bientôt pour donner un nouvel individu, on dit qu'il y a formation d'*aplanospores* (fig. 107, c) ; telle Algue qui se multiplie par aplanospore sur un milieu solide, produira des zoospores dès qu'elle sera placée dans un milieu liquide. Le mot d'aplanospore s'oppose à celui de zoospore dont il représente un état dérivé par la perte de la mobilité ; il arrive cependant que des spores immobiles soient seules connues dans le cycle évolutif : dans ce cas l'algologue parlera encore d'aplanospores, ou bien il emploiera des termes particuliers à certaines catégories (gonidies des Bangiacées, carpospores des Floridées, tétraspores des Floridées et des Dictyotacées, etc.)

Chez les Algues pluricellulaires, la multiplication peut avoir lieu par simple fragmentation du corps qui se sépare normalement en articles composés d'une ou plusieurs cellules. On donne dans certains cas (Cyanophycées) le nom d'*hormogonies* à ces articles qui s'isolent et servent à la reproduction (fig. 340, p. 354). Chez quelques Algues d'ailleurs un fragment quelconque isolé accidentellement peut reproduire la plante entière (*Caulerpa*, diverses Floridées etc.).

Le procédé de reproduction le plus fréquent chez les Pluricellulaires

comme chez les Unicellulaires est la formation de spores, soit mobiles (zoospores), soit immobiles (aplanospores) qui résultent de divisions répétées à l'intérieur d'une cellule particulière du thalle (sporange) (fig. 10). Il peut ainsi se former plusieurs centaines de spores qui sont mises en liberté par un orifice établi dans la paroi du sporange, mais inversement un sporange peut ne produire qu'une seule spore (*monosporange*).

Dans tous les cas précédents on parle de reproduction asexuée ou végétative.

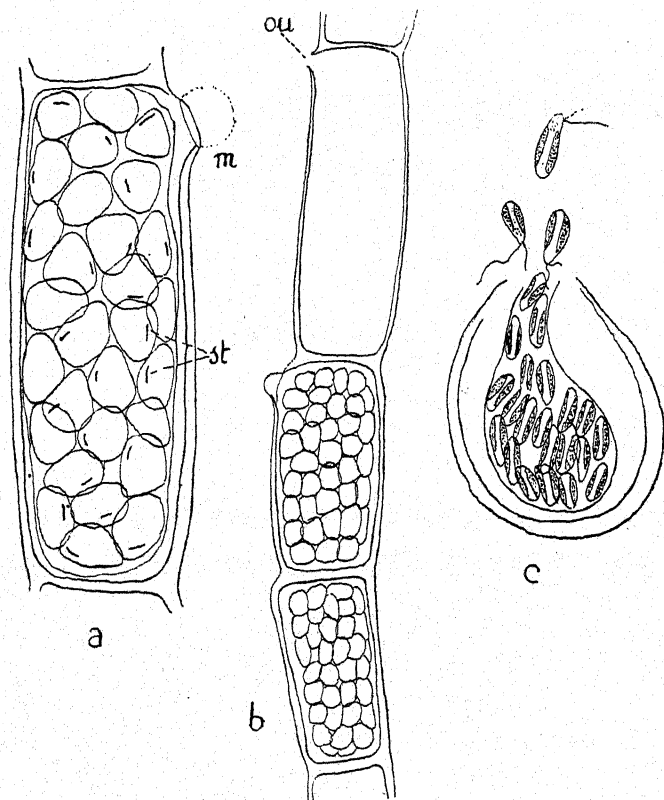


FIG. 10. — a. Zoosporange de *Cladophora* : (st) stigma ; (m) membrane gélifiée préparant l'ouverture du sporange. — b. Zoosporanges de *Cladophora* à divers états de leur développement ; en haut sporange vide avec l'orifice de sortie (ou). c. Zoosporange de *Botrydiopsis arhiza* en voie de déhiscence. Original.

tative. La reproduction sexuée comporte l'existence de gamètes (fig. 11) qui s'unissent deux à deux pour former un œuf. Une fusion nucléaire s'ensuit et une individualité nouvelle se forme qui bénéficie d'apports génétiques plus ou moins dissemblables. L'œuf formé germe rarement tout de suite ; ordinairement il s'entoure d'une épaisse membrane, il renferme des réserves et il peut résister à de mauvaises conditions pendant un cer-

tain temps. D'une manière exceptionnelle trois ou quatre gamètes, peuvent fusionner ensemble et donner des zygotes triploïdes ou tétraploïdes (fig. 372) dont la destinée est inconnue.

Les gamètes sont souvent comparables à des zoospores dont rien ne les distingue parfois, sinon une plus grande vivacité et une taille plus faible ; ils se forment de la même façon, dans des gamétanges. S'ils sont semblables on dit qu'il y a *isogamie* (fig. f, g), s'ils sont de tailles différentes on peut

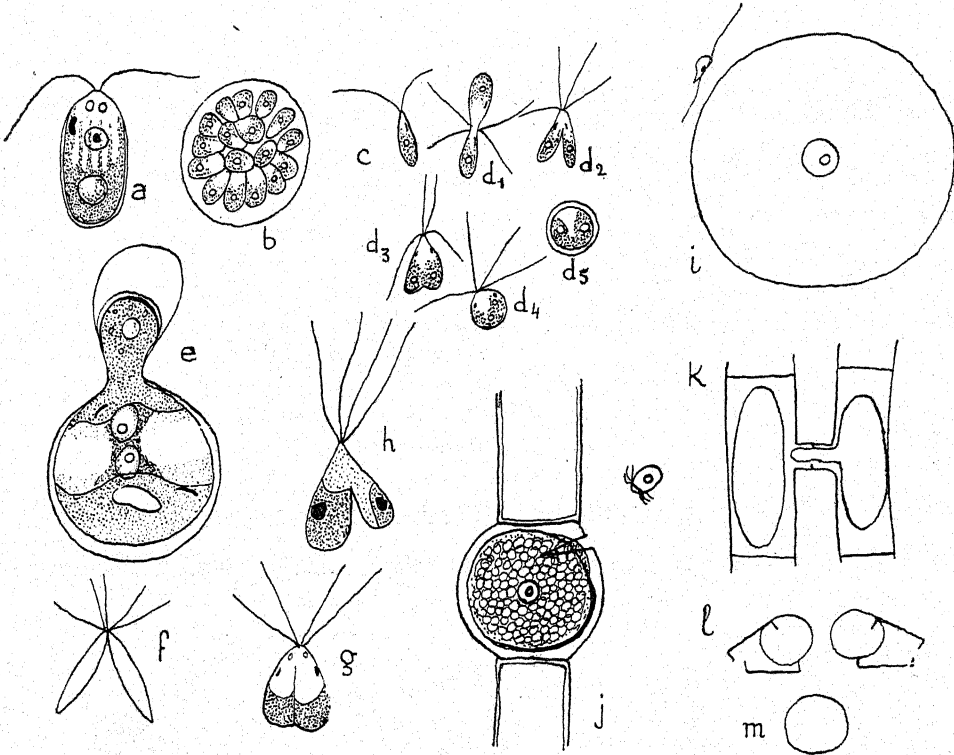


FIG. 11. — a-d. *Chlamydomonas Steinii* Gorosch.  $\times 575$  : (a) individu végétatif ; (b) gamétange ; (c) gamète ; (d<sub>1</sub>, d<sub>2</sub>, d<sub>3</sub>) stades de la copulation ; (d<sub>4</sub>) zygote mobile (planozygote) ; (d<sub>5</sub>) zygote au repos. — e. *Chl. Braunii* Gorosch. copulation hétérogame, d'après GOROSCHANKIN (1890-1891). — f. *Chlorogonium euchlorum*, copulation isogame, d'après P. A. DANGEARD. — g. *Monostroma bulbosum*, copulation isogame, d'après R. CHODAT (1902). — h. *Enteromorpha intestinalis*, copulation hétérogame, d'après H. KYLIN (1931). — i. Oogamie chez un *Fucus*. — j. chez un *Ectocarpus*. — k. conjugaison chez un *Spirogyra*. — l, m. formation de l'œuf (m), chez une Diatomée Pennée (figures schématiques).

distinguer un gamète mâle et un gamète femelle ; il y a, dans ce cas, *anisogamie* (fig. h). Dans le cas d'*isogamie*, les gamètes, équivalents morphologiquement (1) ne le sont pas néanmoins physiologiquement. Dans l'impos-

1. Cela veut dire simplement que nous sommes pas en mesure de découvrir en eux quelque différence morphologique.

sibilité où l'on est de distinguer les sexes en mâles et en femelles, on a recours à la notation de gamètes + et de gamètes —. Le sexe peut être lié à l'existence d'un chromosome particulier chez l'un des gamètes (chromosome sexuel).

Le gamète femelle est parfois dépourvu de toute motilité (fig. 11, *i*, *j*) ; il peut être renfermé dans une cellule spéciale l'*oogone* où le gamète mâle mobile vient le féconder (*j*). On dit qu'il y a *oogamie* et le gamète mâle prend le nom d'*anthérozoïde*. La conjugaison est un mode spécial de fécondation entre gamètes non ciliés. L'œuf produit reçoit plus particulièrement le nom de *zygote* (fig. 11, *k*, *l*).

### Cycle de développement.

L'existence de la fécondation où s'opère la fusion d'un noyau mâle et d'un noyau femelle entraîne le doublement du nombre des chromosomes dans l'œuf. A une autre période du développement, soit très rapprochée, soit plus ou moins éloignée, intervient un phénomène compensateur, la réduction chromatique ou *méiose* qui rétablit le nombre primitif. C'est alors que les chromosomes gamétiques, jusque là distincts, peuvent se rapprocher par couples, se répartir suivant certaines lois entre les cellules-filles et même faire l'échange de particules matérielles (*gènes*). Le cycle de développement chez une Algue pourvue de la reproduction sexuée comporte donc l'alternance d'une phase à  $2n$  chromosomes ou phase *diploïde* et d'une phase à  $n$  chromosomes ou phase *haploïde*.

La réduction chromatique nécessite deux divisions successives, dites divisions réductrices, qui peuvent avoir lieu, soit dès la germination de l'œuf, soit au moment de la formation des gamètes, soit à un moment éloigné de la fécondation par suite souvent de la formation de quatre spores (*tétraspores*). Dans ce dernier cas, il y a d'ordinaire alternance régulière entre les individus sexués et les individus asexués ou tétrasporiques. Il y a alors alternance de formes, en même temps qu'alternance de phases : c'est l'alternance entre un sporophyte et un gamétophyte ou *alternance antithétique*.

Suivant les cas, l'Algue est une *haplobionte* (pas d'alternance de formes) ou une *diplobionte* (alternance sporophyto-gamétophytique).

L'œuf est en général un élément apte à supporter des conditions de vie défectueuses. Il peut vivre un certain temps à l'état de vie ralentie ; s'il s'est formé par la parthénogénèse on lui donne le nom de *parthénospore* (fig. 377, p. 417).

Il peut arriver aussi que des spores formées sans fécondation s'entourent d'une épaisse membrane et soient capables de durer : ce sont des spores durables. Parmi celles-ci le terme d'*acinète* (fig. 13) est souvent employé pour désigner les spores qui prennent naissance aux dépens d'une cellule quelconque d'un filament d'Algue, s'entourent d'une coque épaisse et subsistent après la destruction du filament qui les a produits. On réserve le nom de

*kyste* (fig. 12, a) d'ordinaire à l'état de repos des Algues unicellulaires mobiles. Les *hypnocystes*, terme créé par GAY, correspondent en partie à des acinètes.

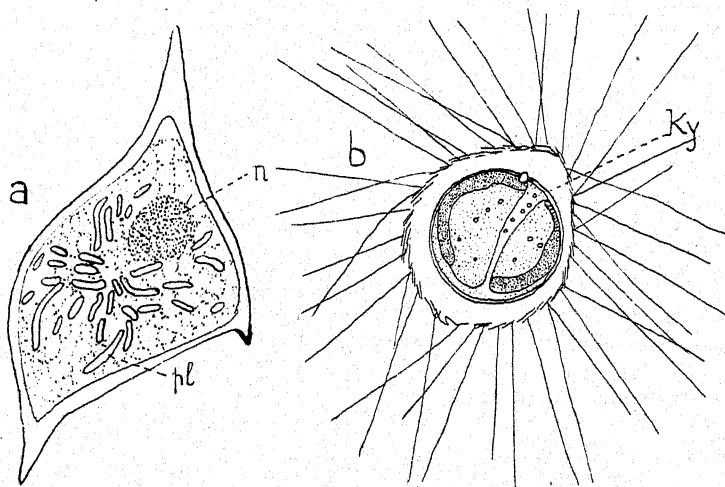


FIG. 12. — a. Coupe dans un kyste de *Ceratium hirundinella* d'après ENTZ, G. (1925); (n) noyau; (pl.) plastés. — b. Kyste endogène (Ky) de *Mallomonas mirabilis* Conrad, d'après CONRAD, tiré de PASCHER (1925).

Les *hypnospores* sont une autre catégorie de spores durables provenant d'aplanospores qui, au lieu de germer immédiatement, s'entourent d'une membrane et passent par une période de repos.

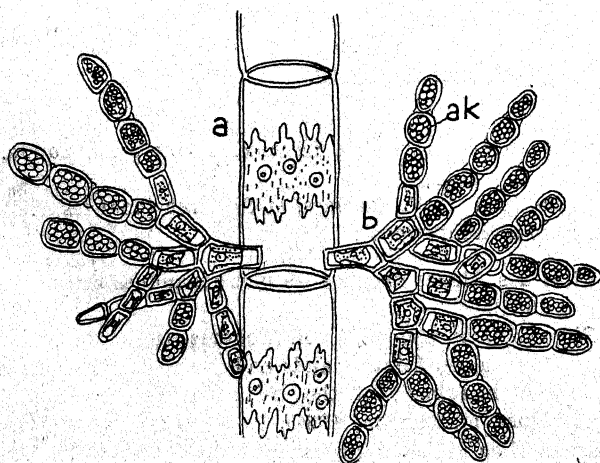


FIG. 13. — *Draparnaldia glomerata* (Vauch.) Ag.,  $\times 450$ , d'après GAY (1891). Rameaux dont les cellules sont partiellement transformées en acinètes: (a) rameau principal; (b) rameau secondaire: (ak) acinètes.

## BIBLIOGRAPHIE

## OUVRAGES GÉNÉRAUX.

- BONNET (J.). — Reproduction sexuée et alternance de générations chez les Algues (*Progressus rei botan.*, V, 1, 1914).
- COSTANTIN (J.). — Travaux récents sur les Thallophytes (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1919).
- DENIS (M.). — Revue des travaux parus sur les Algues de 1910 à 1920 (*Revue générale de Botanique*).
- ENGLER et PRANTL. — Die natürlichen Pflanzen-familien (Algues, par Lindemann, Wille, Printz, Svedelius, Karsten. Leipzig; 2<sup>e</sup> éd. en cours de publication).
- FRITSCH (F. E.) et WEST (G. S.). — A treatise of the British freshwater Algae (Cambridge, *Univers. Press*, 1927).
- HAMEL (G.). — Les Algues de France (*Revue Algolog.*, t. I, 1924, etc.; Chlorophycées entièrement parues; Myxophycées par P. Frémy; Floridées, Phéophycées en cours de publication).
- KNIEP (H.). — Die sexualität der niederen Pflanzen (Iena, 1928).
- OLTMANN (Fr.). — Morphologie und Biologie der Algen., 2<sup>e</sup> éd. (Iéna, 1922).
- PASCHER (A.). — Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreich und der Schweiz, Heft 1-16, 1914-1930.
- PAVILLARD (J.). — Etat actuel de la Protistologie végétale (*Progressus rei botanicae*, Bd. 3, p. 474-544, 1910).
- RABENHORST's. — Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Algues par Lemmermann (1910), Migula (1897), Hauck (1887), Hustedt (1930), etc. (Leipzig).
- SAUVAGEAU (C.). — Utilisation des Algues marines. O. Doin éd. Paris, 1920 (contient des renseignements généraux sur les Algues).
- WEST (G. S.). — A treatise on the British Freshwater Algae (Cambridge, 1904).  
— Algae, vol. I, Cambridge, 1916.

## OUVRAGES SERVANT A LA DÉTERMINATION DES ALGUES.

Outre G. HAMEL (pour les A. marines) et PASCHER (pour les A. d'eau douce), cités plus haut, nous indiquerons :

- HARIOT. — Atlas des Algues marines les plus répandues des côtes de France (Paris, 1892).
- HARVEY. — Phycologia britannica, 4 vol. (Londres, 1846-1851).
- HAUCK. — Die Meeresalgen Deutschlands und Österreich (Leipzig, 1885).
- NEWTON (L.). — A handbook of the British Seaweeds (The Trustees of British Museum, London, 1931).
- PREDÀ. — Algae. *Flora italica cryptogama*, 1909.
- WUITNER. — Les Algues marines des côtes de France (Paris, 1921).

## CHAPITRE 11

# BIOLOGIE GÉNÉRALE

---

### Notions écologiques.

Les Algues peuvent vivre dans les conditions les plus diverses. La majorité vit dans les eaux salées et dans les eaux douces, ou dans les endroits humides, sur la terre, les troncs d'arbres. Certaines deviennent même franchement aériennes, s'accommodant d'une certaine sécheresse, mais, presque toujours, même chez les Algues le plus franchement adaptées à la vie dans l'air, l'arrivée de l'eau provoque la multiplication ou la formation des corps reproducteurs, de sorte qu'on peut dire que le milieu normal pour la vie des Algues est le milieu aquatique.

Les Algues fixées font partie du *benthos*, tandis que celles qui flottent à la surface ou entre deux eaux constituent le *plancton*.

Les Algues benthiques, sur le bord des lacs ou sur les côtes maritimes, sont distribuées souvent en zones ou associations plus ou moins nettes ; telles sont, dans le premier cas, les associations à *Tolypothrix* et Rivulaires (Cyanophycées) et sur le littoral marin les groupements de-Fucacées, de Floridées, de Laminaires qui occupent un niveau bien déterminé. Dans l'Océan, la zonation est due principalement à l'influence des marées ; en Méditerranée d'autres causes interviennent, telles que l'agitation de l'eau, la luminosité et la nature des fonds ; d'ailleurs la disposition en zones successives de végétation est beaucoup moins marquée.

Les Algues du plancton constituent aussi des associations ou communautés, mais bien plus complexes. Il peut d'ailleurs y entrer des éléments arrachés au bord et le plancton mélangé résultant est ce qu'on appelle l'*héléoplancton*. Si l'étendue d'eau est considérable, les *planctontes* qui vivent flottants, loin des bords, sont des organismes vivant toute leur existence indépendamment d'un support : on les dit *holoplanctoniques*. Il y a par contre des organismes dont la vie pélagique est seulement saisonnière : ce sont des *planctontes saisonniers*, comme certaines Diatomées qui vivent une grande partie de l'année sur le fond (*méroplancton*).

Les Algues adaptées à la vie planctonique présentent des dispositions variées, de nature à diminuer leur poids spécifique ou à retarder leur chute,

en augmentant le frottement sur les couches liquides. Il est assez remarquable de constater la prédominance de ces caractères adaptatifs chez les planctontes de mer chaude en rapport avec une viscosité moindre du milieu marin. Les plus connues de ces Algues planctoniques sont les *Chaetoceros* (fig. 14) et les *Ceratium*.

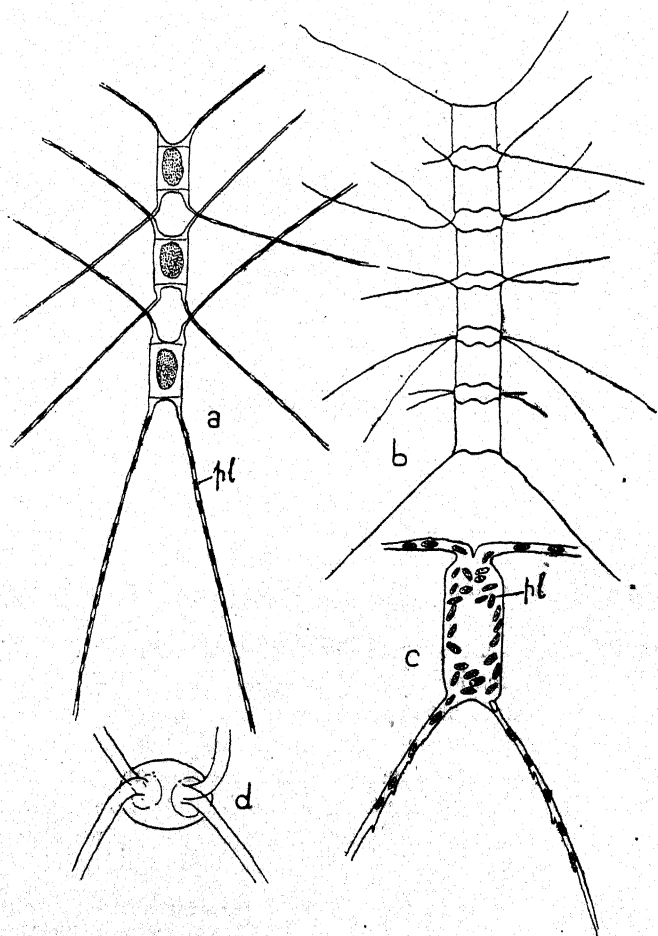


FIG. 14. — Original,  $\times 575$  : a. Chaîne de *Chaetoceros neapolitanum* : (pl) plastes. — b. Chaîne de *Ch. didymum*. — c. *Ch. peruvianum*. — d. Mode d'attache des soies sur une valve de *Chaetoceros*.

Lorsqu'une Algue du plancton prend un grand développement aux dépens des autres, elle peut arriver à couvrir une nappe d'eau, étang ou lac d'une masse d'individus colorés, visible à l'œil nu, constituant des « fleurs d'eau » (Euglènes, Cyanophycées, Chrysomonadinées).

### Distribution géographique.

La répartition des Algues dans les divers milieux biologiques, les principaux groupements d'espèces que l'on y peut reconnaître, l'évolution de ces groupements suivant les saisons ont fait l'objet, dans les divers pays, d'un nombre de travaux considérable.

Les milieux marins ont été particulièrement étudiés en France par DE BEAUCHAMP (1914), DE BEAUCHAMP et LAMI (1921), FISCHER (1929), OLLIVIER (1929), en Irlande par COTTON (1912), en Finlande par HAYREN (1914), en Suède et en Norvège par KYLIN (1910-1918), à Naples par FUNK (1927). Ces auteurs donnent la composition des ceintures, ou « associations » d'Algues, que l'on peut distinguer sur les côtes, suivant qu'elles appartiennent au mode abrité, ou au mode exposé, ou à différents facies.

La floristique des eaux douces a donné lieu en France aux importantes contributions d'ALLORGE, M. DENIS, COMÈRE, DEFLANDRE, DE PUYMALY, P. FRÉMY, tandis que pour les îles britanniques, il faut citer particulièrement les travaux de W. et G. S. WEST, ceux de STEINECKE pour l'Allemagne, de NEUMANN, pour la Suède, de HAYREN pour la Finlande, de TRANSEAU pour les Etats-Unis.

Les associations d'Algues d'eau douce ont été précisées en France pour la première fois, dans les recherches de M. DENIS sur les Algues des mares de la forêt de Fontainebleau (1925). Les groupements d'Algues des tourbières ont plus spécialement été définis par P. ALLORGE qui a montré les relations qui existent entre le pH des milieux tourbeux et leur composition floristique. Ce sont principalement les Desmidiées et, à un degré moindre, les Diatomées, qui fournissent les éléments caractéristiques des associations algales.

C'est pourquoi les associations les plus nettement caractérisées sont celles des eaux tourbeuses comme l'association à *Micrasterias truncata* et *Frustulia saxonica* reconnue par M. DENIS (1924) dans les Pyrénées et qui aurait une existence générale. P. ALLORGE (1926) désigne plus récemment cette association sous le nom d'*Euastrato-Micrasterietum*. DEFLANDRE (1925) définit un groupement de Desmidiées à *Closterium* observé dans la Haute-Savoie et qu'il qualifie de *Closterietum commune*. De nombreuses associations nouvelles à Desmidiées ont été distinguées récemment par LAPORTE (1931), parmi lesquelles nous citerons le *Cosmarieto-Staurastretum* (Association des Algues flottantes à petits *Cosmarium* et *Staurastrum*), le *Desmidiaceetum benthicum* (Benthos à Desmidiées), le *Micrasterieto-Staurastretum* (association planctonique à Desmidiées).

La valeur des groupements algals distingués dans les différentes régions et dans les différents pays ne peut être encore appréciée complètement. Sans doute certains d'entre eux n'auront qu'une existence éphémère, s'ils ne correspondent pas à des conditions écologiques suffisamment précises. L'existence des associations d'Algues implique la réalité d'une certaine

discontinuité dans les stations et les groupements, mais il y aurait peut-être intérêt à montrer le plus possible les relations qui unissent entre elles les diverses associations et les variations saisonnières qui font se succéder plusieurs associations dans une même localité.

Nous pouvons citer pour conclure cette opinion récente de P. ALLORGE (1931) promoteur avec M. DENIS de l'Algologie sociologique en France : « Toutes ces considérations sociologiques et géographiques ont un caractère provisoire et chaque étude algologique régionale modifie, souvent complètement, les données antérieures ». La difficulté de la sociologie des Algues donne tout son prix aux données certaines qui ont pu être établies jusqu'à présent.

### Parasitisme et symbiose.

Les Algues mènent en général une vie libre, indépendante, grâce à la présence du pigment chlorophyllien. Beaucoup sont *épiphytes*, c'est-à-dire

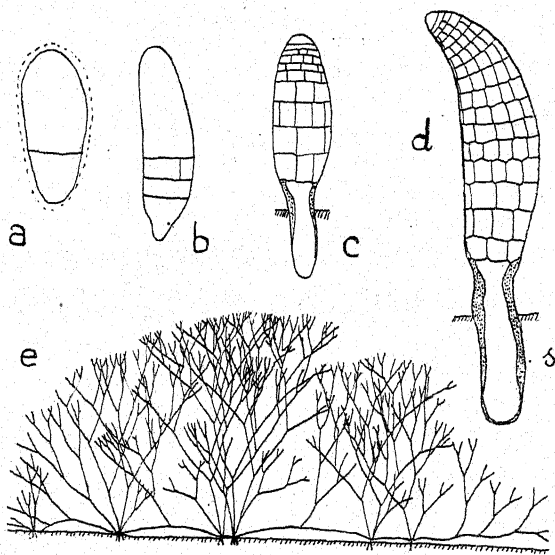


FIG. 15. — *Polysiphonia fastigiata* d'après SAUVAGEAU (1921) ;  
a, b, c., d. stades successifs du développement d'une plantule :  
(s). suçoir,  $\times 135$  — e. Schéma de la ramification d'un individu  
émettant des rhizoïdes.

fixées sur d'autres Algues ou plantes. Certaines sont logées dans les tissus d'autres végétaux, ce sont des *endophytes*. Quant aux véritables parasites ils sont très rares. Un cas particulier est celui où les Algues sont associées avec un autre organisme vivant avec lui en *symbiose*.

Il est parfois difficile d'établir une distinction entre le simple épiphytisme et l'endophytisme, ou même le parasitisme : on pourrait en citer de nom-

breux exemples. L'épiphyte est en effet bien souvent fixé par des crampons ou des rhizoïdes qui pénètrent dans les tissus de l'Algue servant de support et il est délicat parfois de tirer au clair les rapports existant entre l'épiphyte et son hôte. Examinons par exemple le *Polysiphonia fastigiata* (fig. 14) qui vit implanté par sa base, sur l'*Ascophyllum nodosum*, Fucacée abondante sur nos côtes ; beaucoup plus rarement ce *Polysiphonia* se rencontre fixé sur le *Fucus vesiculosus* ou sur le *F. platycarpus*. L'association relativement très constante de cette Floridée et de l'*Ascophyllum* rappelle tellement les rapports étroits qui existent souvent entre une plante et son parasite que la question s'est posée à C. SAUVAGEAU (1921) de préciser quelle était la nature des liens unissant le *Polysiphonia* et la Fucacée. Or il a pu montrer que la base du *Polysiphonia* émettait des rhizoïdes ayant le caractère de suçoirs endophytes. Le *Polysiphonia fastigiata*, bien que pourvu de chromatophores normaux, tire donc très probablement du support une partie de sa nourriture, comme le montre encore le fait qu'il se propage à la surface de son hôte par des stolons analogues à ceux du fraisier. Le *Polysiphonia fastigiata* est donc un parasite et non un épiphyte, cependant ce n'est pas évidemment un parasite complet, mais un *hémi-parasite*. Les idées de SAUVAGEAU ont été confirmées par STURCH (1926) qui signale que le *Polysiphonia fastigiata* reste médiocre, lorsqu'il se développe sur les rochers (ce qui est très rare).

Parmi les *Acrochaetium* et les *Callithamnion* se trouvent également quelques espèces qui se fixent à d'autres Algues par des rhizoïdes endophytes, tels sont le *Callithamnion triplinatum* (OLLIVIER) et l'*Acrochaetium codicola* (BÖRGESEN). Ce sont là sans doute aussi des cas d'hémi-parasitisme.

L'endophytisme, lorsqu'il est faible, n'implique d'ailleurs pas toujours le parasitisme ; ainsi les Algues qui vivent logées dans l'épaisseur des membranes de leurs hôtes ne tirent probablement pas leur nourriture des cellules hospitalières (*Endoderma*).

Lorsque la pénétration se fait, toujours dans les membranes de l'hôte, mais dans la profondeur des tissus, l'endophytisme se rapproche un peu du parasitisme (*Chantransia immersa*, *Microsiphia Porphyrae*) ; l'absence de suçoir dans ces différents cas est cependant à noter. Les *Phycocelis*, l'*Ectocarpus parasiticus* de SAUVAGEAU se comportent également à la manière des endophytes dont les filaments se logent dans les membranes mitoyennes de leurs hôtes. L'analogie de ces Algues avec des parasites devient alors très complète, car souvent seuls les organes reproducteurs sont extérieurs comme s'il s'agissait d'un Champignon ; cependant les filaments endophytes ne sont nullement décolorés.

Habituellement l'action morphogène du parasite sur son hôte est nulle. Cependant chez l'*Ectocarpus deformans* (Pierre DANGEARD) qui vit dans l'écorce du stipe ou des frondes de *Laminaria flexicaulis*, la présence des filaments endophytes détermine une hypertrophie des tissus attaqués d'où résultent des tumeurs variées, ou bien, assez souvent, une déformation des stipes qui s'enroulent fréquemment en spirale. Dans cet exemple les fila-

ments endophytes restent colorés fortement, bien qu'ils puissent pénétrer jusqu'à une profondeur de plusieurs millimètres dans le tissu cortical (fig. 16).

Chez les Algues vertes il existe aussi tous les passages entre les épiphytes, les endophytes et les véritables parasites. Les *Cephaleuros* des régions tropicales représentent des parasites très perfectionnés. Ils vivent à l'intérieur des feuilles, dans le parenchyme assimilateur et seuls les filaments porteurs

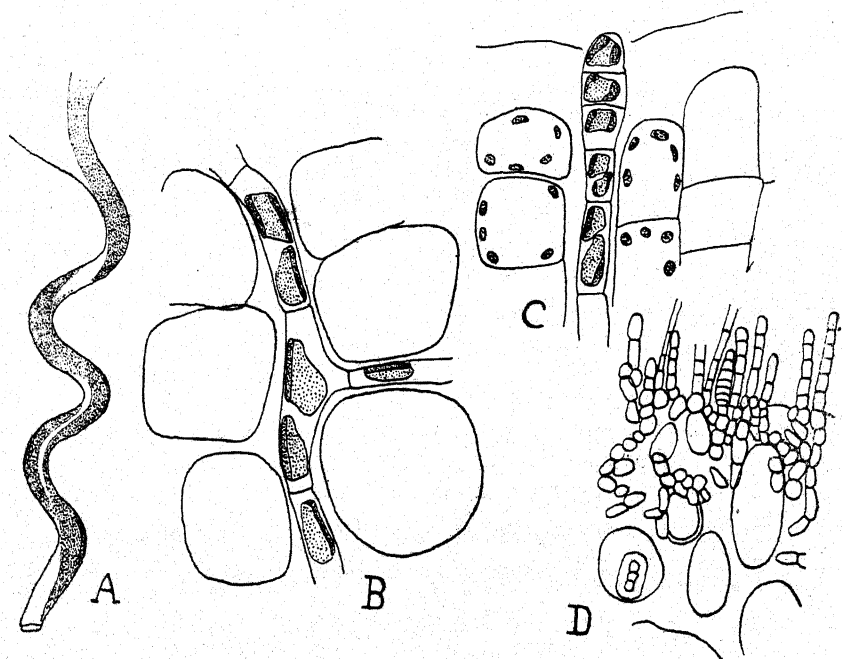


FIG. 16. — *Ectocarpus deformans* P. Dangeard : A. Stipe de *Laminaria flexicaulis* déformé sous l'action du parasite (4/5 gr. natur.). — B. Filaments intercellulaires.  $\times 1200$ . — C. Sporangium jeune près de la surface du thalle de *Laminaria*,  $\times 1.000$ , Original. — D. *Ectocarpus parasiticus* SAUVAGEAU  $\times 250$ , dans le thalle et à la surface de *Cystoclonium purpurascens*.

de sporanges sortent au dehors à la manière des conidiophores chez les Pérénosporées.

Le parasitisme des Algues s'accompagne rarement d'une absence complète de chlorophylle. C'est seulement dans quelques cas très rares comme celui du *Rhodochytrium* et des *Harveyella* que l'Algue doit à son genre de vie une décoloration complète. Le *Phyllosiphon Arisari*, Chlorophycée vivant en parasite dans les feuilles de l'*Arisarum vulgare* du midi, est à peu près incolore dans les premiers stades du développement et de l'infection parasitaire ; il devient plus coloré et capable d'assimilation ultérieurement.

L'*Harveyella mirabilis* appartient au groupe des Floridées et il vit en parasite sur une Aigue du même groupe, le *Rhodomela subfusca*, sur laquelle

il forme des sortes de tumeurs d'un blanc de lait. Ce parasite est assez commun sur nos côtes, en particulier aux environs de Roscoff. Une autre espèce d'*Harveyella*, *H. pachyderma*, beaucoup plus rare, vit sur le *Gracilaria confervoides*; d'après STURCH qui l'a étudié ce serait le type d'un genre nouveau, le genre *Holmsiella*.

L'absence complète du pigment chez les *Harveyella* les classe parmi les parasites complets, cependant, d'après CHEMIN (1927), les spores fixées et les plantules très jeunes sont colorées et c'est à un stade ultérieur du développement que la décoloration devient complète. Cette observation est mise en doute par ROSENVINGE (1931).

Les *Actinococcus* occupent une place à part dans l'histoire des parasites. Ces productions s'observent par exemple sur les *Phyllophora*, Algues, Floridées où elles forment des sortes d'excroissances qui ont été décrites, tour à tour, soit comme des parasites étrangers, soit comme des organes de la reproduction du *Phyllophora* lui-même. La question, amorcée par des expériences de culture dues à DARBISHIRE et à CHEMIN, est résolue depuis que ROSENVINGE (1929) a montré que l'*Actinococcus* du *Phyllophora Brodiaei* représentait le sporophyte tétrasporangifère du *Phyllophora* et non un parasite indépendant (voir à ce sujet p. 329).

Au voisinage du parasitisme se trouvent des faits biologiques groupés sous le nom de *symbiose* et qui consistent dans une association souvent très étroite entre des Algues et d'autres organismes. Les exemples de symbiose dans lesquels interviennent les Algues sont très répandus et nombreuses sont les espèces de Protozoaires ou de Turbellariés qui hébergent dans leurs tissus des Algues microscopiques. Certaines Hydres d'eau douce et diverses Spongilles sont aussi dans ce cas. Les corpuscules verts endosymbiotiques ont pu être isolés parfois et obtenus en culture pure. Il s'agit chez les *Paramecium*, les *Stentor*, les *Hydra*, etc., de Chlorelles, ou bien encore de *Pleurococcus* comme chez la Spongille d'eau douce. L'Algue symbiotique du *Convoluta roscoffensis* est au contraire une Chlamydomonadinée voisine des *Carteria* (fig. 18, b). Les exemples d'Algues symbiotiques filamenteuses,

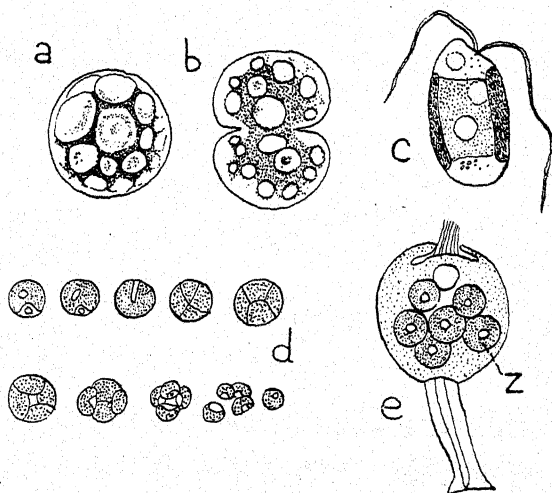


FIG. 17. — a., b., c., *Cryptomonas Schaudini* : (a, b) à l'état de zoookinètes ; (c) à l'état flagellé ; (b) division d'après WINTER. — d. Zoochlorelles d'*Hydra*, en voie de multiplication, d'après HAMANN. — e. *Spatostyla sertulariarum* : Infusoire contenant des Zooxanthelles (z), d'après ENTZ.

comme chez le *Ficulina ficus* (Spongiaire), où le symbiote est un *Microspora*, sont plus rares (P. Dangeard, 1932).

La symbiose n'a bien souvent aucun caractère de nécessité et la même espèce d'Infusoire ou d'Amibe peut être rencontrée en association avec des Chlorelles, ou totalement dépourvue de symbiotes. L'infection a-t-elle lieu par l'ingestion des Algues que les Protozoaires trouvent dans leur voisinage ? C'est probable, mais ce n'est pas absolument démontré. Les *Paramecium bursaria* incolores peuvent être infectées facilement avec des Chlorelles provenant d'une Paramécie colorée, tandis que la même expérience ne réussit pas avec des Chlorelles étrangères (PRINGSHEIM, 1928).

Chez les animaux marins, les Algues brunes ou jaunes, microscopiques (*Zooxanthelles*) semblent l'emporter sur les *Zoochlorelles*. On les trouve

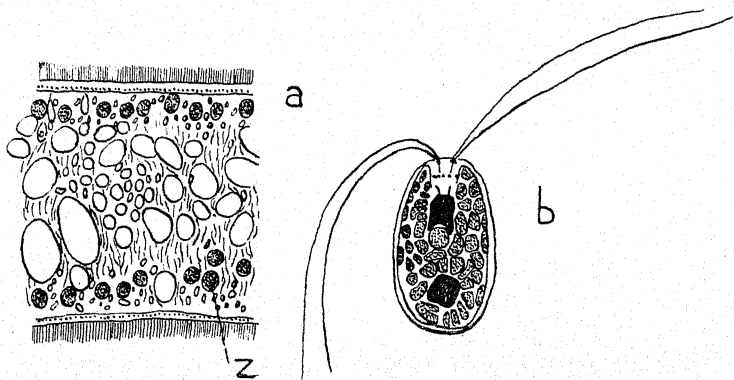


FIG. 18. — a. Coupe transversale de *Convoluta roscoffensis*, d'après GRAFF : (z) zoochlorelles. — b. Stade flagellé libre de l'algue symbiotique, d'après KEEBLE et GAMBLE.

chez les Radiolaires, les Foraminifères, divers Coelenterés. Les *Zooxanthelles* semblent appartenir soit aux Cryptomonadinées, soit aux Péridiniens.

Les Algues bleues peuvent aussi contracter des associations symbiotiques soit avec les tissus des plantes plus élevées (racines d'*Azolla* par exemple), soit, ce qui est moins connu, avec des Protozoaires ou même avec d'autres Algues unicellulaires (PASCHER, 1929). Les Cyanophycées endosymbiotiques peuvent être qualifiées de *Cyanelles* et mises en parallèle avec les Chlorelles et les Xanthelles.

Ce qui est très remarquable dans le cas des *Cyanelles*, c'est qu'elles peuvent tenir la place, dans le protoplasme de l'Algue Chlorophycée qui les contient, des chromatophores absents : c'est ainsi que les *Gloeochaete* (fig. 19, A) représentent, d'après GEITLER et KORSCHIKOFF, une Tétrasporelle privée de chromatophores, mais colorée en bleu-vert par des Cyanophycées endosymbiotiques. Les *Glaucozystis* représentent un cas analogue (Protoccalle avec *Cyanelles*). PASCHER (1929) a signalé un nouvel exemple d'en-

*docyanose* chez une Tétraspore (*Cyanoptyche gloeocystis*) dont il a décrit les stades flagellés contenant de nombreuses Cyanelles. En dehors des Chlorophycées, certaines Amibes (fig. 19, C) et certaines Monadinées peuvent héberger des Algues bleues endosymbiotiques.

Les Cyanelles appartiennent pour la plus grande part aux Chroococcales, mais l'on y rencontre aussi des Nostocs et des Microchaetées. Leur

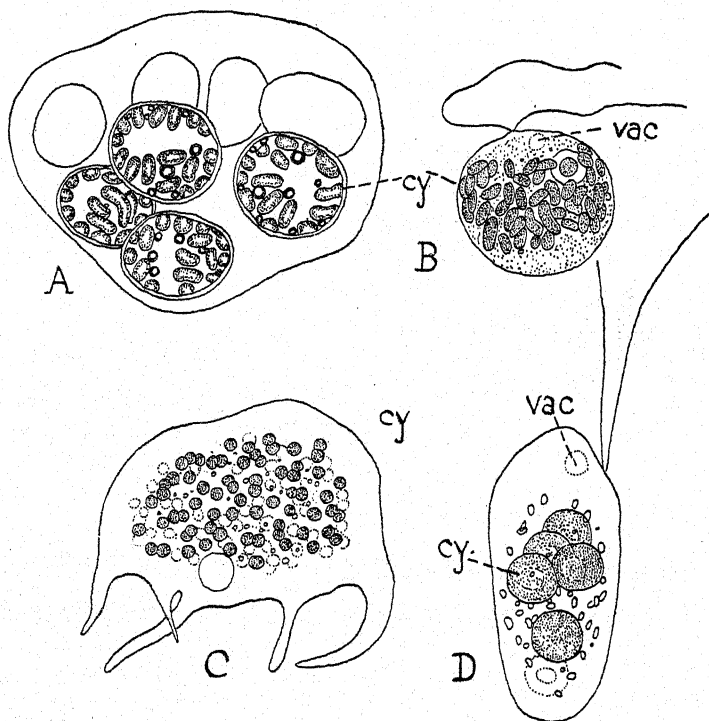


FIG. 19. — A. *Gloeochaete Wiltrockiana* (Tétraspore); thalle octocellulaire d'après GEITLER (1923). — B. Zoospore du même : (cy) cyanelles; (vac) vacuoles contractiles. — C. Amibe renfermant de nombreuses cyanelles (cy) endosymbiotiques. — D. *Peltaina*, Monadinée renfermant des cyanelles (cy), d'après PASCHER (1929).

structure est particulière, par suite de l'absence d'*ectoplastes*, c'est-à-dire des substances de réserve figurées, réparties d'ordinaire à la périphérie du corps cellulaire et qui sont principalement de nature protéique. Il est possible qu'il faille considérer les cyanelles comme ayant subi un commencement de digestion de la part de leurs hôtes, Monadinées ou Amoebiens.

Il faut donner une place spéciale au type d'association particulièrement intéressant représenté par la *symbiose lichénique* dont nous ne dirons que quelques mots.

On sait depuis DE BARY et SCHWENDENER que les Lichens sont constitués par l'association intime de deux êtres, à savoir un Champignon et une

Algue. L'Algue est le plus souvent une Protococcacée (*Chlorella*, *Cystococcus*, *Trebouxia*, *Coccomyxa*) ou une Cyanophycée (Chroococcacée, Nostoc). L'Algue constitue ce qu'on appelle les *gonidies* du Lichen et elle se développe le plus souvent dans le tissu cortical de ce dernier.

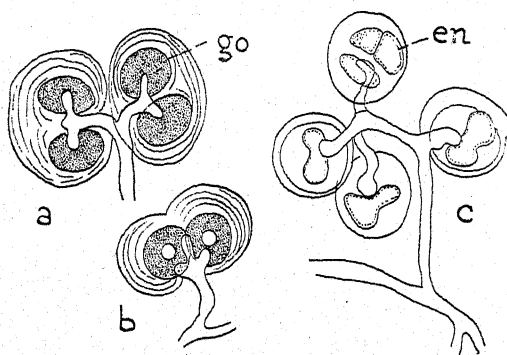


FIG. 20. — Original. a., b. Gonidies formées par des cellules d'une Chroococcacée (go) pénétrées par les hyphes dans un Lichen gélatineux (*Collema*). — c. Les suçoirs du Champignon ont absorbé le contenu des cellules gonidiales qui sont réduites à une enveloppe déformée et vidée (en).

L'Algue et le Champignon présentent le plus souvent un développement parallèle et, en apparence du moins, de simples rapports de voisinage. Cependant il n'est pas rare que les gonidies soient parasitées par les hyphes mycéliennes qui envoient des suçoirs à l'intérieur des cellules qu'elles désorganisent (fig. 20). Ce parasitisme flagrant paraît être seulement accidentel dans l'histoire de la symbiose lichénique.

L'Algue et le Champignon présentent le plus souvent un développement parallèle et, en apparence du moins, de simples rapports de voisinage. Cependant il n'est pas rare que les gonidies soient parasitées par les hyphes mycéliennes qui envoient des suçoirs à l'intérieur des cellules qu'elles désorganisent (fig. 20). Ce parasitisme flagrant paraît être seulement accidentel dans l'histoire de la symbiose lichénique.

tées par les hyphes mycéliennes qui envoient des suçoirs à l'intérieur des cellules qu'elles désorganisent (fig. 20). Ce parasitisme flagrant paraît être seulement accidentel dans l'histoire de la symbiose lichénique.

### Culture des algues.

Il y a un grand intérêt à pouvoir cultiver les Algues afin de suivre facilement leur cycle évolutif, afin également d'expérimenter l'action des facteurs physiques ou chimiques sur leur forme ou leur croissance. La méthode la plus parfaite, consiste à obtenir une *culture pure* de l'Algue, c'est-à-dire une culture privée de tout organisme étranger et en particulier de Bactéries. Cette méthode s'inspire des principes de la Bactériologie sur l'isolement des microbes et elle utilise les mêmes procédés. L'application de cette méthode aux Algues se révèle pleine de difficultés ; cependant à l'heure actuelle un nombre important d'espèces unicellulaires et même filamenteuses a pu être obtenu en culture pure (CHODAT, CZURDA). Les formes cultivées sont mises à la disposition des chercheurs, comme cela se pratique pour les espèces de Champignons (PRINGSHEIM, 1930).

On peut d'ailleurs se contenter, s'il s'agit seulement de suivre le développement de certaines Algues, de cultures impures ou demi-pures. Pour les Algues marines par exemple le développement des spores peut être suivi un certain temps dans des vases remplis d'eau de mer que l'on renouvelle de temps en temps. A côté de l'Algue mise en expérience se multiplient des Diatomées, des Protistes ; on a une culture impure qui néanmoins rend de

très grands services. Le cycle évolutif des Algues brunes a pu être découvert par cette méthode (SAUVAGEAU).

Si l'on arrive à éliminer les Algues étrangères on peut obtenir des cultures qui sont seulement contaminées par des Bactéries ou des Protistes ; ce sont des *cultures uni-algales* ou cultures demi-pures.

Pour obtenir des cultures pures enfin, il faut arriver à se débarrasser des Bactéries. Celles-ci adhèrent parfois à la membrane des Algues, vivant dans le mucus qui les recouvre, d'où la difficulté de les éliminer. La plupart des méthodes de triage et d'isolement utilisées habituellement peuvent être alors en défaut. De toutes façons beaucoup de temps est nécessaire parce que la croissance des Algues en culture est lente.

Le procédé le plus courant pour isoler des Algues qu'on veut obtenir en culture pure est le *procédé des dilutions* applicable surtout aux formes unicellulaires (CHODAT). Les Algues, après un premier triage, sont diluées progressivement par des passages successifs dans une série de milieux liquides. Lorsqu'on a obtenu un liquide tenant en suspension des Algues suffisamment diluées, on prélève une goutte de ce liquide et on la transporte dans un vase de culture renfermant de la gélose sur le point de se solidifier. Si la goutte prélevée renferme seulement un petit nombre de cellules, il arrive que chaque cellule ou groupe de cellules isolées dans la gélatine donne naissance, au bout de quelque temps, à une colonie indépendante visible à l'œil nu. En recommençant l'opération un certain nombre de fois, on peut arriver à obtenir des cultures provenant du développement d'une seule cellule et certaines d'entre elles pourront être pures de tout mélange bactérien.

En fait la méthode des dilutions sera insuffisante la plupart du temps pour obtenir des cultures privées de Bactéries. Il faut avoir recours à d'autres artifices. Les principaux sont, d'après KUFFERATH (1929), l'utilisation de la propriété qu'ont certaines Algues de donner des spores mobiles, la centrifugation et la culture en milieux sélectifs.

Le premier procédé utilise le fait que les zoospores, au moment de leur sortie du sporange, sont libres de Bactéries, tandis que celles-ci peuvent pululer par exemple dans la membrane gélifiée du sporange. Il sera possible alors de recueillir ces zoospores, accumulées par exemple du côté éclairé des vases de culture, et de les ensemercer en milieu stérile. |

La centrifugation n'est applicable qu'à la purification d'un mélange d'Algues et de Bactéries libres et elle ne peut avoir d'action sur les Bactéries incluses dans la gaine mucilagineuse des Algues. La valeur de ce procédé est donc assez médiocre, d'ailleurs nous ne connaissons pas d'exemple où elle ait été employée avec succès. Il en est autrement de la méthode des cultures en milieux sélectifs qui consiste à favoriser le développement de l'Algue aux dépens des Bactéries par l'addition au milieu de culture de substances diverses. C'est ainsi que ZUMSTEIN a pu obtenir l'*Euglena gracilis* en culture pure dans un milieu additionné de 2 % d'acide citrique qui s'oppose à la multiplication des bactéries, tout en permettant un développement suffisant de l'Euglène.

Comme autres substances, qui s'opposent plus ou moins à la pullulation microbienne, citons d'après KUFFERATH, les formiates, l'oxalate de chaux, les citrates et les malates de calcium.

La méthode des cultures pures a permis d'obtenir des résultats intéressants en ce qui concerne l'action des diverses substances sur la vie des Algues. Il est possible de reconnaître ainsi les « possibilités » d'un organisme, c'est-à-dire l'étendue des variations susceptibles de lui être imposées par la voie expérimentale. Les cultures ont montré que les Algues étaient très sensibles aux conditions de milieu qui peuvent influer sur la morphologie et la structure. Cependant les modifications obtenues de cette façon ne sont pas durables généralement et cessent avec la cause qui les a produites.

Lorsqu'on passe en revue les différents milieux utilisés pour la culture des Algues, on se fait une première idée des éléments nécessaires au développement de ces organismes. Le nombre des solutions employées dans ce but est considérable. Les formules les plus connues sont celles d'ARTARI, de BEIJERINCK, de KNOP, de DETMER. Voici à titre d'exemple la constitution d'un des milieux les plus employés, le liquide de KNOP.

Eau .....	1.000 gr.
(NO <sup>3</sup> ) <sup>2</sup> Ca.....	1.
SO <sup>4</sup> Mg .....	0,25
PO <sup>4</sup> KH <sup>2</sup> .....	0,25
Ca Cl <sup>2</sup> .....	0,12
Chlorure ferrique, traces.	

Comme on le voit il s'agit d'un milieu uniquement minéral qui permet le développement des Algues à la lumière. A l'obscurité, dans un pareil milieu, le développement est nul ; c'est là le principe de la méthode employée par P. A. DANGEARD dans ses recherches sur l'assimilation chlorophyllienne et sur le rôle et la nature des radiations actives dans ce phénomène.

Les substances organiques, en particulier les sucres et la peptone, sont assimilées par les Algues et favorisent leur développement à la lumière. Le glucose, à la dose de 1 à 2 %, est souvent utilisé dans ce but (CHODAT). A l'obscurité et sur un milieu minéral additionné de glucose, un *Scenedesmus* demeure vert pendant de nombreuses années et continue à se multiplier (P. A. DANGEARD, 1924).

La culture des Algues marines peut se faire dans un milieu tel que celui de SCHREIBER (1928) dont voici la composition :

NO <sup>3</sup> Na .....	0,1 gr.
PO <sup>4</sup> Na <sup>2</sup> H .....	0,02 gr.
Eau bi-dist. ....	50 gr.
Eau de mer stér. ....	1.000 gr.

En dehors des problèmes physiologiques, la culture des Algues permet d'aborder avec fruit les problèmes de génétique expérimentale. Pour certains genres d'Algues, telles que les *Chlorella*, les *Scenedesmus*, les cultures

pures font apparaître l'existence d'un grand nombre d'espèces élémentaires. Elles permettent de suivre la descendance et d'étudier la variabilité des lignées pures ou *clones*, sélectionnées à partir d'une cellule unique (CHODAT, 1926). La conclusion de ces recherches analytiques sur l'espèce, c'est que les lignées pures sont stables, c'est-à-dire qu'elles ne sont pas susceptibles de se transformer les unes dans les autres, mais, d'autre part, il y a un grand nombre de ces lignées ou races qui ne diffèrent les unes des autres que par de minimes caractères. L'origine de ces races échappe jusqu'ici à notre expérimentation, et c'est seulement d'une manière hypothétique que nous les attribuons à des *mutations* et à des mutations orientées réalisant une sorte d'orthogénèse.

La stabilité des lignées pures n'implique nullement l'absence de variabilité. Bien au contraire la culture de ces lignées dans différentes conditions de milieu fait apparaître une plasticité très grande des organismes. Ainsi les *Scenedesmus* peuvent se présenter suivant les circonstances à l'état « *Dactylococcus* », à l'état « *Tetrademus* » ou sous forme de cellules isolées. Il s'agit là de *fluctuations*.

Un résultat de ces études de systématique, poursuivies chez certaines Algues par la méthode des cultures, a été d'opposer la systématique traditionnelle fondée sur l'observation des Algues dans la nature et la nouvelle systématique expérimentale qui s'appuie sur des caractères cultureux, par exemple d'ordre physiologique. Il est probable que les deux méthodes continueront à se compléter l'une l'autre et que la connaissance des espèces élémentaires n'enlèvera rien de l'utilité et de la valeur des espèces linnéennes.

Les idées modernes sur la génétique trouvent enfin un appui dans les travaux récents poursuivis sur les Algues. C'est surtout dans les problèmes de la détermination du sexe que des résultats intéressants ont été obtenus (voir p. 409). Toutes ces questions de l'hérédité du sexe et de l'hérédité en général chez les Algues n'ont pu être abordés ou résolus que depuis l'application des procédés de culture pure à des Algues de plus en plus nombreuses et variées.

### Classification des algues.

Les grandes lignes de la classification chez les Algues sont fondées depuis longtemps sur la nature des pigments. Il se trouve que ce caractère très apparent est lié en général à d'autres caractères subordonnés très importants dans la morphologie et surtout dans la reproduction.

La plupart des Algues en effet sont pourvues de chlorophylle, mais, chez certaines d'entre elles, il existe un ou plusieurs pigments surajoutés qui masquent plus ou moins la couleur verte. Il existe donc des Algues vertes qui renferment surtout de la chlorophylle associée à la xanthophylle et au carotène, des Algues brunes qui contiennent un pigment brun la *fucoxanthine*, des Algues rouges dont le pigment surajouté est la *phycoérythrine* et des Algues bleues contenant de la *phycocyanine*.

Ces grandes subdivisions sont conservées, aujourd'hui encore sous les noms de *Chlorophycées*, *Phéophycées*, *Rhodophycées* et *Cyanophycées*. Toutes les Algues cependant ne peuvent pas trouver une place dans ce cadre général. Il existe en effet, à la base, plusieurs séries d'Algues inférieures groupées habituellement sous le nom de *Flagellées*. Les *Diatomées* ou *Bacillariales* doivent aussi être mises à part : bien qu'elles aient un pigment brun elles ne sauraient être rangées parmi les *Phéophycées* dont elles s'éloignent foncièrement.

Il ne convient pas d'autre part de rapprocher les Conjuguées et les *Diatomées* sous une même dénomination celle des *Akontées*, car la présence de zoospores a été confirmée chez certaines *Diatomées* ; il y a d'ailleurs d'autres raisons qui s'opposent à ce voisinage.

Dans une période assez récente le groupe des *Hétérokontées* a été constitué aux dépens des *Chlorophycées*, bien qu'il se compose d'Algues de couleur verdâtre ou vert-jaunâtre, difficiles à distinguer parfois des Algues vertes par la seule nature du pigment. Un groupement qui paraît correspondre à des affinités véritables est celui qu'à proposé PASCHER (1914) en réunissant les *Chrysomonadinées*, les *Hétérokontées* et les *Diatomées* sous le nom de *Chrysophytes*.

Les *Characées* enfin, de couleur verte, se mettent à part des autres Algues par leur organisation élevée, surtout celle de leurs organes reproducteurs, qui les rapproche par certains côtés des *Muscinées*.

On se rend compte par cet exposé préliminaire que l'ancienne classification par la nature des pigments est insuffisante aujourd'hui. Certains auteurs ont même tendance à pousser plus loin encore les principales divisions de la série des Algues. C'est ainsi que les Algues *Flagellées* sont représentées, d'après OLTMANNS (1922) par les classes suivantes des *Chrysophycées*, *Cryptomonadales*, *Euglénacées* et *Dinoflagellées*, placées sur le même rang que les *Chlorophycées* ou que les *Phéophycées*. Une opinion semblable prévaut dans la classification adoptée par WEST et FRITSCH (1927) qui distingue parmi les « *Protophytes pigmentés* » les 11 classes suivantes : *Isokontées*, *Hétérokontées*, *Chrysophycées*, *Bacillariales*, *Cryptophycées*, *Dinophycées*, *Chloromonadales*, *Eugléninées*, *Phéophycées*, *Rhodophycées*, *Myxophycées* (*Cyanophycées*).

Il est parfaitement admissible que l'on place sur le même plan des groupes tels que les *Bacillariales* et les *Dinophycées* ; il l'est moins d'y placer également les *Eugléninées*, les *Cryptophycées* et les *Chloromonadales*. D'autre part il serait désirable d'adopter une meilleure terminologie et l'on souhaiterait que les noms des classes dans ce groupe des Algues possèdent une terminaison identique, par exemple en « *phycées* ». Le terme de *Xanthophycées* a déjà été proposé par ALLORGE pour remplacer celui d'*Hétérokontées* et nous souscrivons volontiers à cette suggestion.

En obéissant à des préoccupations de ce genre nous serions assez disposés à faire la distinction suivante parmi les Algues connues habituellement sous le nom de *Flagellées* : les *Euglénien*s et les *Chloromonadinées* seraient groupés

ensemble sous le nom de *Flagellophycees* parce qu'elle possèdent plus spécialement l'organisation flagellée, les *Cryptomonadinées* et les *Dinoflagellées* rentreraient dans la même classe des *Dinophycées*; les *Chrysomonadinées* deviendraient les *Chrysophycées*. Nous proposons en outre les noms de *Bacillariophycées* pour les *Bacillariées* (*Diatomées*) et de *Charophycées* pour les *Characées*, simplement pour des raisons d'uniformité.

Les Algues dans ce système comprendraient les dix classes suivantes : *Chrysophycées*, *Dinophycées*, *Flagellophycees*, *Bacillariophycées*, *Xanthophycées*, *Chlorophycées*, *Charophycées*, *Phéophycées*, *Rhodophycées*, *Cyanophycées*.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLORGE (P.). — Hétérokontées ou Xanthophycées ? (*Rev. Algol.*).
- BUCHNER (P.). — Tier und Pflanze in intrazelluläre Symbiose (Berlin, 1921).
- CHEMIN (E.). — Sur le développement des spores et sur le parasitisme d'*Harveyella mirabilis* Schm. et Reinke (*C. R. Ac. Sc. Paris*, t. 184, p. 1187, 1927).
- CHODAT (R.). — Algues vertes de la Suisse (Berne, 1902).
- Monographies d'Algues en culture pure (*Matériaux pour la flore cryptog. Suisse*, 1913).
- *Scenedesmus* (*Rev. d'hydrol.*, III, p. 71-258, 1926).
- CZURDA (V.). — Die reinkultur von Conjugaten (*Arch. f. Protistenk.*, 53, p. 355, 1925).
- DANGEARD (P.). — Sur un *Ectocarpus* parasite provoquant des tumeurs chez le *Laminaria flexicaulis* (*E. deformans* nov. sp.). (*C. R. Ac. Sc. Paris* 192, p. 57, 1931).
- DANGEARD (P.-A.). — Observations sur une Algue cultivée à l'obscurité depuis huit ans (*C. R. Ac. Sc. Paris*, 172, 1921).
- Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne (*Le Botaniste*, 14, 1921).
- DENIS (M.). — Revue des travaux parus sur les Algues de 1910 à 1920 (*Rev. générale de Bot.*, 37 et 38, 1925-1926).
- GÉNEVOIS (L.). — Contribution à l'étude de la symbiose entre Zoochlorelles et Turbellariés Rhabdocèles (*Ann. des Sc. Nat. Bot.*, VI, p. 53, 1924).
- GREGORY (B. P.). — New light on the so-called parasitism of *Actinococcus aggregatus* Kütz. and *Sterrocolax decipiens* Schm. (*Ann. of Bot.*, 44, 1930).
- JAAG (O.). — Recherches expérimentales sur les gonidies des Lichens appartenant aux genres *Parmelia* et *Cladonia* (*Bull. Soc. Bot. de Genève*, 2 S., 21, p. 1-119, 1929).
- KUFFERATH (H.). — La culture des Algues (*Revue Algol.*, t. IV, 1-4, p. 127-346, 1929).
- MOREAU (F.). — Les Lichens. Morphologie, Biologie, Systématique (*Encyclop. Biolog.* P. Lechevalier éd., Paris, 1927).
- PASCHER (A.). — Studien über Symbiosen I. Über einige Endosymbiosen von Blaualgen in Einzelzellen (*Jahrb. f. Wissensch. Botan.*, 71, H. 3, p. 386-462, 1929).

- PRINGSHEIM (E. G.). — Physiolog. Unters. an *Paramecium bursaria* (Arch. f. Protistenk., 64, 289, 1928).
- Algenrein Kulturen. Eine Liste der Stämme, welche auf Wunsch abgegeben werden (Arch. f. Protistenk., 69, p. 658, 1930).
- PUYMALY (A. de). — Recherches sur les Algues vertes aériennes (Bordeaux, 1924).
- ROSENVIINGE (K.). — Meddelelser om Grønland 3, p. 894, 1893.
- « *Phyllophora Brodiaei* » and « *Actinococcus subcutaneus* » (Dansk. Vidensk. Selsk. Medd., VIII, n° 4, p. 1-40, 1929).
- SAUVAGEAU (C.). — Sur quelques Algues Phéosporées parasites (Journ. de Bot., 6, 1-48, 1892).
- Observations biologiques sur le *Polysiphonia fastigiata* Grev. (Recueil des Trav. bot. néerl., XVIII, 2, 1921).
- SCHREIBER (E.). — Über Reinkulturversuche und experimentelle Auxosporenbildung bei *Melosira nummuloides* (Arch. f. Protistenk., 73, 1930).
- STURCH (H. H.). — *Harveyella mirabilis* Schm. et Reinke (Ann. of Bot., 13, p. 83, 1899).
- USPENSKY und USPENSKAJA (W. J.). — Reinkultur und ungeschlechtliche Fortpflanzung des *Volvox minor* und *Volvox globator* in einer synthetischen Nährlösung (Zeitschr. f. Bot., 17, p. 273, 1925).

#### FLORISTIQUE, SOCIOLOGIE.

- ALLORGE (P.). — Desmidiées du lac de Grand Lieu (Rev. Algol., I, p. 462-470, 1924).
- Variations du pH dans quelques tourbières à Sphaignes du Centre et de l'Ouest de la France (C. R. Ac. Sc., 181, p. 1154, 1925).
- Remarques sur quelques associations végétales du massif de Multonne. Concentrations en ions H dans la bruyère à Sphaignes (Bull. Mayenne-Sciences, 1926).
- ALLORGE (V. et P.). — Hétérokontes, Eulichlorophycées et Conjuguées de Galice (Rev. Algol., V, p. 327-382, 16 pl., 1931).
- ALLORGE (P.) et LEFÈVRE (M.). — Algues de Sologne (Bull. Soc. Bot. Fr.; Session extraord. en Sologne, p. 122-150, 1931).
- BEAUCHAMP (P. M. de). — Les grèves de Roscoff. L'homme édit. (Paris, 1914).
- Etudes de bionomie intercotidale. Les îles de Ré et d'Yeu (Arch. de Zool. exp., 61, 1923).
- BEAUCHAMP (P. M. de) et LAMI. — La bionomie intercotidale de l'île de Bréhat (Bull. biol. Fr. et Belg., 55, fasc. 2, p. 184-238, pl. IV-VII, 1921).
- COMÈRE (J.). — Les associations algologiques du Pays toulousain et des Pyrénées centrales (Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 58, p. 125-136, 1929).
- DEFLANDRE (G.). — Contribution à la flore algologique de la Haute-Savoie (Bull. Soc. bot. Fr., 70, p. 898-914, 1923).
- Additions à la flore algologique des environs de Paris. II Desmidiées; IV. Remarques générales (Bull. Soc. bot. Fr., 71, p. 911, 921, 1924 et 72, p. 199-212, 1925).
- Contribution à la flore algologique de la Basse Normandie (Bull. Soc. bot. Fr., 73, p. 701-717, 1926).

- DENIS (M.). — Observations algologiques dans les Hautes-Pyrénées (*Rev. algol.*, I, p. 115 et p. 258, 1924).
- Essai sur la végétation des mares de Fontainebleau (*Ann. des Sc. Nat. Bot.*, VII, p. 5-164, 1925).
- Contribution à la flore algologique de l'Auvergne (*Bull. Soc. bot. Fr.*, 72, p. 876-887, 1925 et *Ibid.*, 73, p. 446-454, 1926).
- FISCHER (Ed.). — Recherches de Bionomie et d'Océanographie littorales sur la Rance et le littoral de la Manche (*Ann. Inst. Océan.*, nouv. S. V, p. 205, 1929).
- HAMEL (G.) et LAMI (R.). — Liste préliminaire des algues récoltées dans la région de Saint-Servan (*Bull. Labor. Marit. du Muséum à Saint-Servan*, fasc. VI, 1930).
- LEMOINE (M<sup>me</sup> Paul). — Les Algues Mélobésiées de la région de Saint-Servan (*Bull. Labor. marit. Muséum à Saint-Servan*, fasc. VIII, p. 1-20, 2 pl., 1931).
- LAPORTE (L. J.). — Recherches sur la Biologie et la Systématique des Desmidiées (*Thèse Paris*, P. Lechevalier édit. Paris, 1931).
- OLLIVIER (G.). — Etude de la flore marine de la côte d'Azur (*Ann. Inst. Océanogr.*, t. 7, Paris, 1929).
-

## CHAPITRE III

# LES ALGUES FLAGELLÉES

Les Algues inférieures possèdent l'état flagellé permanent, elles sont désignées pour cela fréquemment sous le nom d'Algues Flagellées, mais ce groupement est artificiel et nous ne l'avons conservé, en tête de ce chapitre, que dans le but de donner une introduction à l'étude des Phytoflagellates en général et de faire une comparaison indispensable avec les Zooflagellates.

Les Algues Flagellées, présentent en effet ce double caractère, d'être,

d'une part, inséparables des Flagellés incolores c'est-à-dire des Protozoaires et d'autre part de se relier d'une manière insensible aux Algues proprement dites. Elles ont ce privilège de retenir l'attention du Zoologiste, de l'Algologue et du Protistologue.

L'organisation flagellée est prépondérante dans le cycle évolutif de ces organismes, qui se présentent le plus souvent à l'état de cellules libres et mobiles ou groupées en colonies. Parfois cependant il n'en est pas ainsi et les cellules immobiles ou même filamenteuses forment l'état habituel.

Fig. 21. — a. *Amoeba stigmatica* Pascher,  $\times 900$  : (n) noyau ; (st) stigma ; (vac) vacuole contractile ; (zoo) zoochlorelles. — b. stigma fortement grossi, d'après PASCHER (1930).

La reproduction a lieu, le plus souvent, par division binaire et la sexualité est très rare. Ces caractères marquent une distinction avec les *Phytomonadinées* telles que les *Chlamydomonas* ou les *Volvox*, qui leur ressemblent pourtant, mais que l'on rattache avec raison aux Chlorophycées, avec lesquelles elles ont des liens très apparents. Assez souvent néanmoins les

zoologistes ont conservé l'habitude de classer les Phytomonadinées parmi les Protozoaires.

Il est évident que les *Phytoflagellates* constituent la source d'où dérivent.

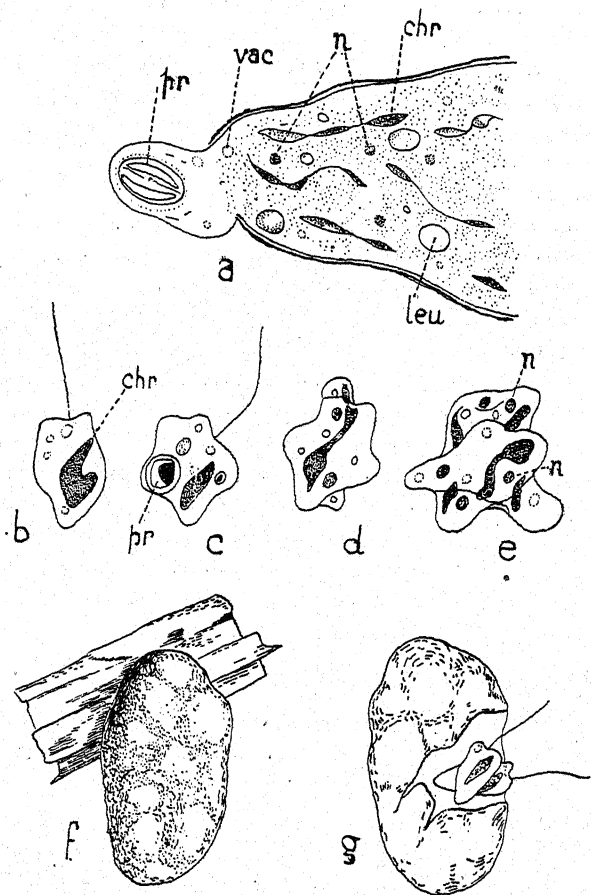


FIG. 22. — *Myxochrysis paradoxa* Pascher : a. Portion d'un plasmode enveloppé d'une membrane qui s'est ouverte à gauche pour laisser passer un pseudopode ; (n) noyaux ; (chr) chromatophores ; (vac) vacuoles contractiles ; (leu) leucosine ; (pr) Diatomée ingérée par le pseudopode. — b, c, d, e. Transformation d'une zoospore en un jeune plasmode plurinucléé : (pr) vacuole nutritive. — f. Plasmode enkysté fixé sur un détritus. — g. Plasmode enkysté produisant des zoospores. D'après PASCHER (1916).

les Algues supérieures qui ont d'ailleurs conservé pour la plupart la plupart la faculté de se reproduire par des zoospores ayant l'organisation flagellée typique. Il est même possible d'établir un parallélisme entre les différents types de Flagellés et les zoospores des Algues (PASCHER).

Les termes de passage abondent d'autre part entre les Flagellés et les

Rhizopodes et la connaissance de ces faits est due, pour une large part, aux travaux de PASCHER qui ont beaucoup fait pour abaisser les cloisons entre ces groupes de Protistes. On admet aujourd'hui assez généralement que les Rhizopodes dérivent de Flagellés colorés ou non et CHATTON (1925) a insisté sur la continuité qui existe entre Flagellés et Rhizopodes. La découverte d'une Amibe pourvue d'un stigma (fig. 21) apporte, entre autres, un argument intéressant en faveur de cette opinion (PASCHER, 1930). On connaît des stades d'amibes libres chez les *Dinamoebidium* et chez beaucoup de Chrysophycées. Chez les Algues plus évoluées, la propriété de fournir des spores amiboïdes s'est conservée dans des groupes très divers (Hétérokontées, Chorophycées, Floridées).

L'un des plus curieux de ces organismes aux affinités multiples qui présente des points de contact avec les Flagellés, les Rhizopodes et même les Myxomycètes est sans contredit le curieux *Myxochrysis* (fig. 22, a-f) dont le cycle évolutif comporte des flagellés libres, des stades d'amibes libres et des stades plasmodiaux renfermant de nombreux chromatophores et de nombreux noyaux. Les plasmodes s'entourent d'une membrane et s'enkystent, puis, par division multiple de leur contenu, les plasmodes donnent naissance à de nombreuses amibes ou, suivant le cas, à de nombreux flagellés libres (fig. 22; f. g.).

Le caractère de la présence des chromatophores est, bien souvent, le seul indice qui permette de rattacher un Protiste inférieur aux Flagellés végétaux. Il paraît d'ailleurs probable que les Flagellés incolores sont eux-mêmes dérivés des Flagellés colorés. Par exemple, d'après SCHERFELL, les *Monas* et les *Oikomonas*, formes incolores, dériveraient des Chrysomonadinées, formes colorées, par la perte des chromatophores. Tel est également l'avis de PASCHER. Il serait donc avantageux sans doute de réunir dans une même étude les Flagellés colorés ou non. C'est ce que font d'ailleurs la plupart des protistologues (CHATTON, 1925). Cependant il faut bien adopter pratiquement une limite, c'est pourquoi, nous laisserons de côté les Flagellés incolores qui appartiennent plus spécialement au domaine du Zoologiste.

Les Phytoflagellates sont représentés essentiellement par les *Chrysophycées*, les *Dinophycées* et les *Flagellophycées*.

## CHRYSTOPHYCÉES

### CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

Les Chrysophycées (encore appelées Chrysomonadinées) sont des Algues inférieures flagellées, d'organisation unicellulaire ou coloniale, avec seulement quelques rares formes filamenteuses.

Ce sont des organismes répandus dans les eaux douces, principalement dans le plancton des lacs et des étangs. On les rencontre aussi dans le plan-

ton marin, où ils forment peut-être une partie importante du *nanoplankton* et où ils sont souvent méconnus.

Nous prendrons comme type simple des Chrysomonadinées un *Chromulina Rosanofii*, petite Algue fréquente dans les bassins où elle s'accumule parfois en grande quantités à la surface de l'eau. Ce *Chromulina* se compose de cellules isolées, ovales, de 10 à 15  $\mu$  de longueur, mobiles au moyen d'un long flagellum inséré à la partie antérieure du corps. Il existe un chromatophore jaune doré, deux vacuoles contractiles au voisinage de la base du flagellum, un noyau. Une matière de réserve spéciale, la *leucosine*, forme dans le protoplasme, une petite masse brillante et réfringente ; cette substance est assez voisine des corps gras sans doute, mais sa nature chimique est mal connue.

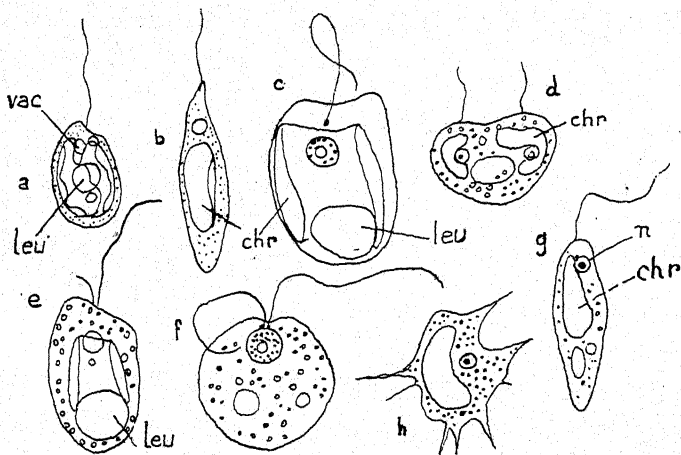


FIG. 23. — a., b. *Chromulina freiburgensis* Doflein. — c. *C. magna* Dofl. — d. *C. ovaloides* Dofl. pendant la division. — e. *Ochromonas perlata* vivant. — f. *O. pigmentata* Dofl. montrant le noyau et les blépharoplastes. — g. *Chrysamoeba radians* individu flagellé. — h. Individu amiboïde sans flagellum, d'après DOFLEIN (1922-1923),  $\times 1.350$ .

Le protoplasme des *Chromulina* est nu, dépourvu de membrane cellulosique, aussi est-il susceptible de déformations variées qui peuvent aller jusqu'à la formation de véritables pseudopodes. Chez un genre voisin, *Chrysamoeba*, on a décrit des stades rhizopodiaux : dans certaines circonstances, le flagellum disparaît et il se forme des pseudopodes comme chez une Amibe véritable (fig. 23, h.). La présence du chromatophore jaune permet de reconnaître qu'il s'agit, non d'un Rhizopode, mais d'une Algue. Chez les *Chrysamoeba* et chez les *Chromulina*, il peut y avoir une véritable nutrition animale par ingestion de particules solides qui sont englobées dans des vacuoles alimentaires.

Il en est de même chez les *Ochromonas* (fig. 23 ; e, f.) qui possèdent deux cils inégaux et qui sont remarquables par leur faculté de se déformer, et

d'englober des proies volumineuses. La même faculté s'observe chez le *Brehmiella chrysohydra* (fig. 24) décrit par PASCHER.

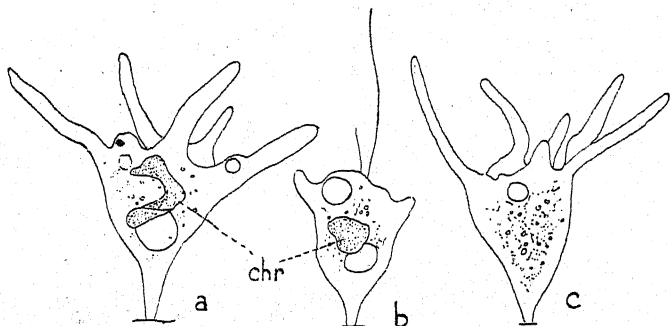


FIG. 24. — *Brehmiella chrysohydra* Pascher (1928) : a. individu sans flagellum émettant des pseudopodes. — b. cellule avec des flagellums. — c. Individu dépourvu de chromatophores.

La reproduction des *Chromulina* se fait par division binaire, pendant le

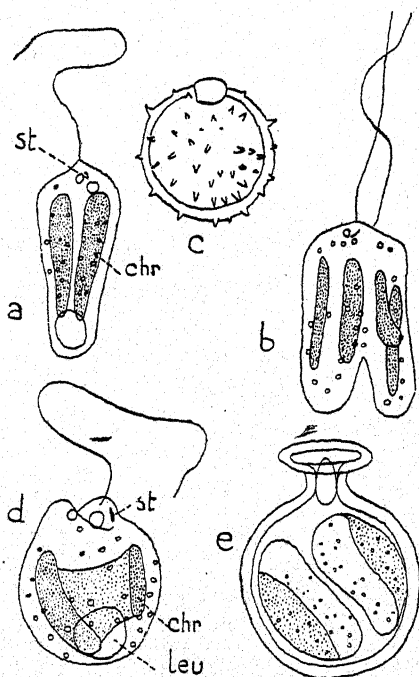


FIG. 25. — a., b., c. *Chromulina spectabilis* : (a). individu végétatif ; (b) division ; (c) Kyste. — d., e. *Chr. Pascheri* : (d) individu végétatif ; (e) Kyste contenant deux cellules-filles ; (chr) chromatophore ; (leu) leucosine ; d'après CONRAD (1926-27).

mouvement ou pendant les stades de repos. La reproduction sexuée est inconnue. Il existe par contre des états de conservation ou kystes particuliers, de formation endogène, décrits par SCHERFELL et par DOFLEIN ; la paroi de ces kystes est silicifiée ; elle présente des ornements sculptés à sa surface et une ouverture ou pore obturée par un bouchon spécial (fig. 25 ; c, e). Le *Chromulina Rosanofii* possède des kystes de cette nature qui ont la particularité de flotter à la surface de l'eau et, lorsqu'ils sont nombreux, d'émettre un reflet doré par suite de la lumière qui est réfléchiée, à la manière d'un miroir, par les chromatophores concaves (MOLISCH).

L'existence de kystes a été signalée chez un grand nombre de Chrysomonadinées ; il est possible souvent de distinguer dans leur paroi deux valves inégales ou quelquefois égales. A cet

égard il existe une certaine ressemblance entre ces Kystes et les spores durables, endogènes également,

des Diatomées. PASCHER s'est appuyé sur ce caractère pour établir une relation phylogénétique entre les Diatomées et les Chrysophycées.

On doit à DOFLEIN (1923) des observations très précises sur la cytologie des *Chromulina* et des *Ochromonas*. Les flagellums sont insérés sur des granules particuliers, les *blépharoplastes*, qui se divisent avec le noyau au cours de la bipartition et sont l'origine des flagellums de nouvelle formation (fig. 23; c, f.)

Les principaux caractères des Chrysomonadinées sont, d'après ce que nous venons de voir, la présence de chromatophores jaune d'or, l'existence d'un produit spécial de l'assimilation, la leucosine, enfin la faculté pour le protoplasme d'émettre des pseudopodes, de sorte que chez plusieurs espèces on connaît de véritables états rhizopodiaux. Les kystes silicifiés sont connus chez beaucoup d'entre eux et caractéristiques. Si l'on ajoute que la nutrition animale a été fréquemment signalée, on voit que les Chrysomonadinées doivent être considérées comme un groupe d'une infériorité manifeste et l'opinion tend à prévaloir qu'elles représentent la souche d'un très grand nombre de Protistes : les Zooflagellés, les Rhizopodes et même les Cryptomonadinées et les Dinoflagellés (CHATTON, 1925).

#### PRINCIPAUX TYPES.

Les types d'organisation sont très variés chez les Chrysomonadinées. Le plus grand nombre est constitué par des formes libres, isolées ou coloniales faisant partie du plancton d'eau douce ou du plancton marin ; il existe des colonies gélatineuses du type palmelloïde fixées ou flottant librement ; enfin certaines espèces sont normalement fixées et peuvent présenter la structure filamenteuse ramifiée (*Phaeothamnion*) (fig. 2).

Le nombre des cils qui, dans d'autres groupes, est caractéristique, se montre ici très variable et il a été utilisé pour distinguer les séries suivantes des *Chromulinées* (1 seul cil), *Hyménomonadinées* (2 cils égaux). *Ochromonadinées* (2 cils inégaux).

Les Chrysomonadinées ont, assez rarement, un protoplasme nu et dépourvu d'enveloppe résistante comme chez les *Chromulina*. Le plus souvent le corps s'entoure d'une coque, parfois presque uniquement cellulosique (*Dinobryon*), mais ordinairement incrustée de silice (*Mallomonas*, *Synura*) ou de calcaire (*Coccolithinées*). Chez les formes nues d'ailleurs, à certains

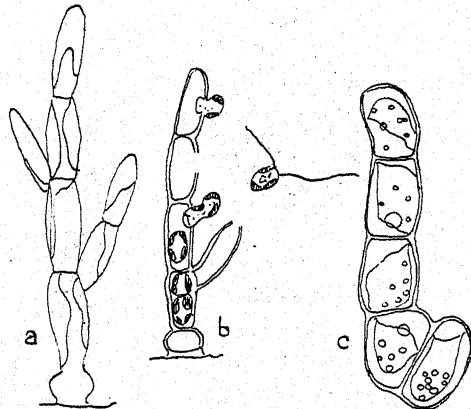


FIG. 26. — *Phaeothamnion Borzianum* : a., d'après PASCHER (1925). — b., d'après BORZI. — c. *Apistonema commutatum*, d'après PASCHER (1931).

stades, le protoplasme s'entoure d'une coque et passe à l'état de repos (formation de kystes signalée plus haut chez les *Chromulina*).

Le cycle évolutif de bien des Chrysomonadinées est imparfaitement connu, de même que le mode de formation des colonies chez les formes coloniales.

Les principaux types de Chrysomonadinées, si on en excepte les *Chromulina* qui nous ont servi d'exemple, sont les *Mallomonas*, *Synura*, *Dinobryon*,

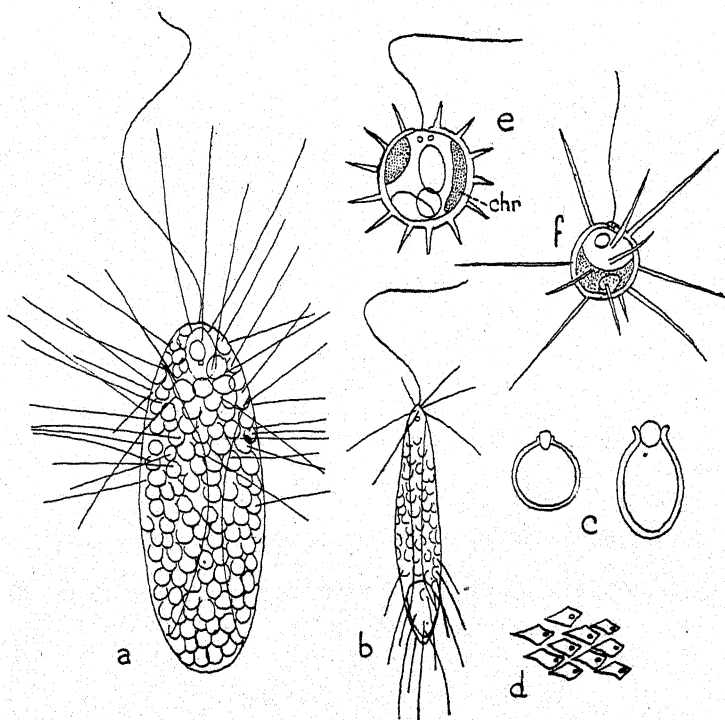


FIG. 27. — a. *Mallomonas helvetica*. — b. *M. litomesa*. — c. Kystes de *Mallomonas*. — d. Paillettes de la carapace de *M. producta*. — e. *Chrysococcus dokidophorus* : (chr.) chromatophore. — f. *Chr. radians* d'après SCHILLER (1926-1927).

*Hydrurus*, *Phaeocystis*, les *Silicoflagellés* et les *Coccolithinées* avec de nombreuses espèces marines. Avec ce dernier groupe les Chrysomonadinées arrivent à jouer un rôle biologique important, puisque les carapaces calcaires de ces organismes, pourtant minuscules, arrivent à constituer des dépôts importants sur le fond des mers.

Le genre *Mallomonas* (fig. 27) comprend des espèces planctoniques habitant les grands lacs et possédant une carapace siliceuse formée de petites écailles imbriquées comme les tuiles d'un toit. Chacune des écailles porte une épine siliceuse très mince et parfois très longue et leur ensemble donne aux *Mallomonas* un aspect hérissé caractéristique. Cette disposition

apparaît comme une adaptation à la vie flottante, mais cependant l'organisme n'est pas absolument passif, puisqu'il possède un flagellum à l'une des extrémités du corps (fig. 27 ; a, b).

Les *Synura* (fig. 28, a) sont des formes coloniales libres, vivant dans le plancton d'eau douce où elles sont fréquentes. La colonie présente ordinairement la forme sphérique et elle se compose d'individus flagellés groupés en nombre variable côte à côte autour d'un point central, par lequel les

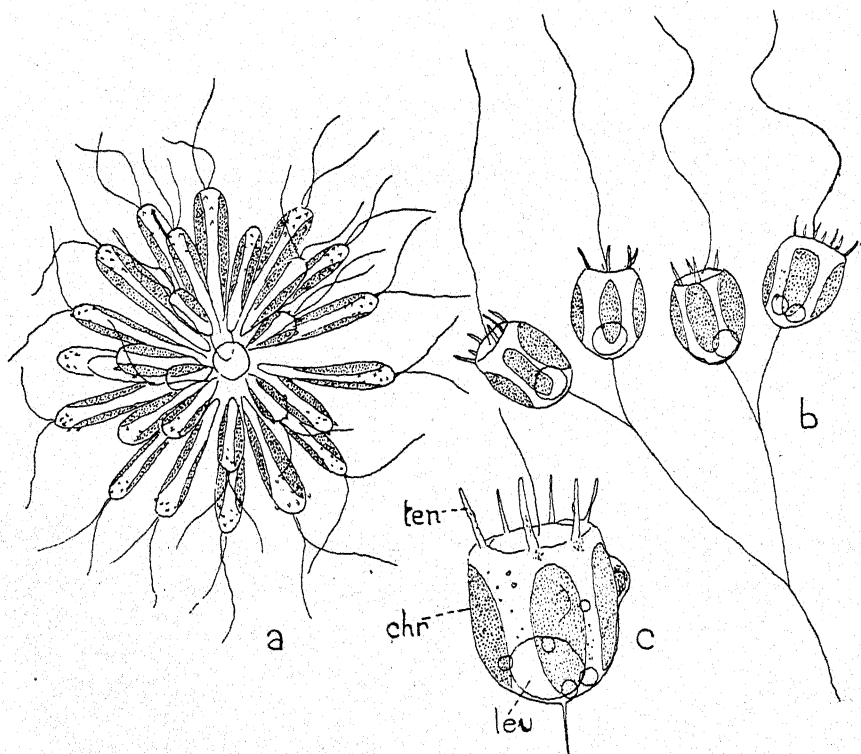


FIG. 28. — a. *Synura Adamsii* d'après CONRAD (1926). — b. Colonie de *Pedinella hexacostata*. — c. Cellule de la colonie : (chr.) chromatophore ; (leu) leucosine ; (ten) tentacule.

extrémités amincies des différentes cellules viennent se souder entre elles.

Lorsque la taille de la colonie s'est augmentée par suite de la multiplication des individus qui la composent, il peut se produire une division en deux par étirement. Chaque cellule est entourée d'une membrane assez épaisse dont, dans certains cas, l'individu peut se libérer pour sortir à l'état de flagellé nu et, en cet état, exhiber des mouvements amiboïdes.

A côté des *Synura*, les *Uroglenopsis* et les *Uroglena* rappellent les *Volvox* par leurs colonies sphériques composées de nombreuses cellules flagellées réunies entre elles par de la gelée.

Les *Dinobryon* (fig. 29, a, b, c) sont aussi des organismes planctoniques et coloniaux, mais leur type colonial est très différent des précédents. Chaque cellule flagellée à deux cils inégaux occupe une sorte de loge ou de thèque qu'elle a secrété, mais qui reste largement ouverte à la partie supérieure. L'adhérence de l'individu à la loge est très faible et il suffit d'une légère cause d'altération pour que le squelette de la colonie se vide de ses habitants : il apparaît alors comme un arbuscule ramifié qui porte de place en place des sortes d'urnes étagées à différents niveaux.

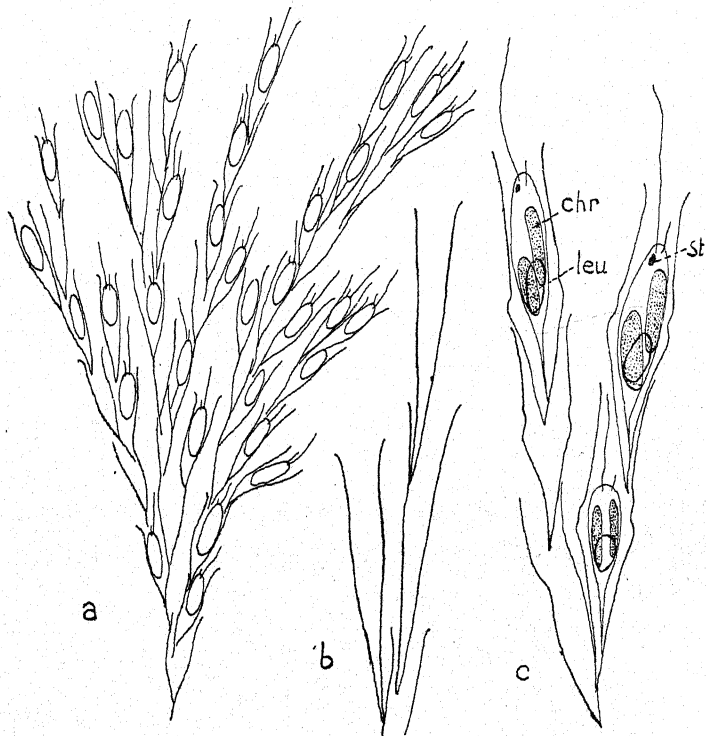


FIG. 29. — a. *Dinobryon cylindricum*, colonie entière. Original. — b. *D. stipitatum*, fragment. — c. *Dinobryon* sp. : (chr.) plaste ; (leu) leucosine ; (st) stigma ; Original.

Dans les conditions naturelles l'ensemble de la colonie est mobile et se déplace dans l'eau au moyen des flagellums des cellules qui la composent.

Quelques rares Chrysophycées sont filamenteuses et forment la subdivision des *Chrysotrichales* de Pascher. Elles comprennent le *Phaeothamnion* de Borzi et quelques genres, plus récemment découverts, comme les *Apistonia* (PASCHER, 1934).

Dans les torrents de montagne s'observent fréquemment, attachés aux pierres, des sortes de filaments muqueux formés par l'*Hydrurus penicillatus*. C'est une Algue composée de milliers de cellules jaunes réparties à

l'intérieur d'une gelée commune ; c'est seulement au moment de la reproduction qu'apparaissent des cellules flagellées mobiles. Les *Phaeocystis* représentent également des colonies gélatineuses, non plus fixées, mais

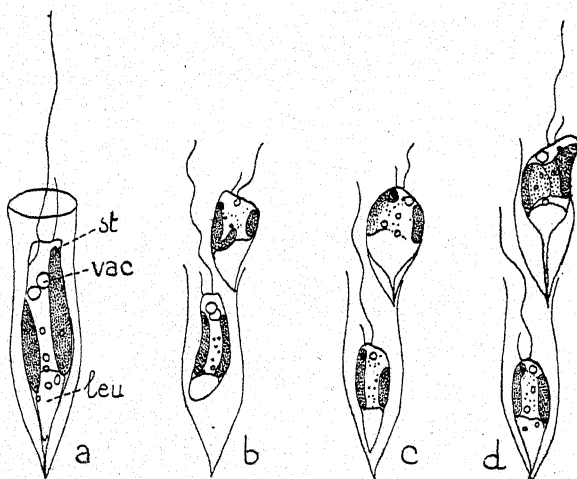


FIG. 30. — *Dinobryon sertularia* Ehrenb. d'après KLEBS (1892) : a. Individu isolé. — b., c., d. Début de la formation d'une colonie : (st) stigma ; (vac) vacuoles contractiles ; (leu) leucosine.

fibres et flottant passivement parmi le plancton marin. L'espèce la plus répandue, le *P. Poucheti*, abonde parfois dans les mers froides.

Les formes planctoniques marines de Chrysomonadinées sont surtout d'ailleurs représentées par de minuscules Flagellés pourvus d'un squelette siliceux (Silico-flagellés) ou d'une carapace calcaire (Coccolithinées).

#### SILICO-FLAGELLÉS ET COCCOLITHINÉES.

Ces organismes sont demeurés longtemps ignorés à l'état vivant : on connaissait seulement leurs élégants petits squelettes siliceux attribués tout d'abord à des Radiolaires et classés comme tels par HAECKEL dans les « Report of Challenger » et leurs carapaces calcaires, entières ou désarticulées, trouvées dans la boue du fond des mers et connues sous les noms de *Coccosphères* et de *Rhabdosphères*. Les travaux de LOHMANN (1902) sont venus démontrer l'origine végétale des coccolithes et la nature flagellée de l'organisme vivant, en même temps qu'étaient décrites un très grand nombre de formes nouvelles provenant de la Méditerranée. Les mers chaudes sont en effet les plus riches en ces organismes calcaires. Le groupe des Silico-flagellés était d'autre part établi par BORGERT et LEMMERMANN à peu près à la même époque.

Les Silico-flagellés (fig. 31, p. 50) et les Coccolithinées (fig. 32, 33, 34) font surtout partie du *nanoplancton* marin ; par suite de leur très petite

taille qui dépasse rarement 25 à 30  $\mu$  de diamètre et qui se tient plus souvent aux environs de 10  $\mu$ , ces Flagellés traversent les mailles des filets

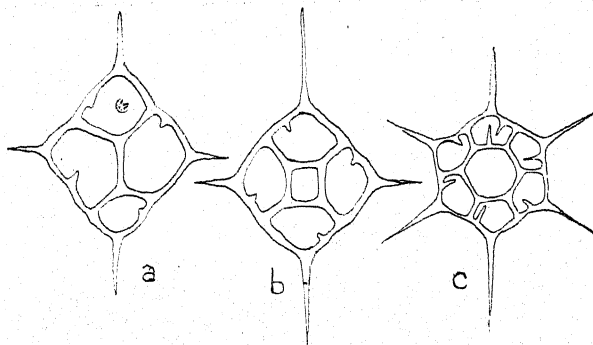


FIG. 31. — Silicoflagellés d'après GEMEINHARDT (1930) : a. *Dictyocha fibula*. — b. *Distephanus cruzi*. — c. *D. speculum*.

pélagiques habituels et ne sont recueillis en totalité que par la centrifugation des échantillons d'eau de mer. Dernièrement, plusieurs espèces franchement d'eau douce ont été décrites par CONRAD, R. CHODAT. Certains d'entre eux comme les *Hymenomonas* ont une membrane revêtue de petites plaques calcaires assimilables à des « coccolithes » (32 c).

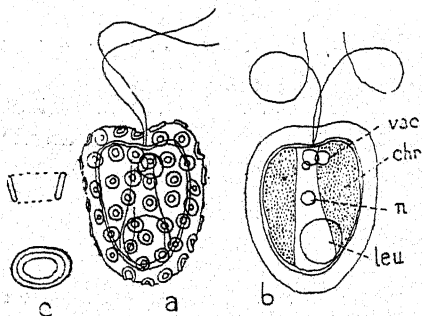


FIG. 32. — *Hymenomonas roseola* Stein d'après CONRAD (1928) : a. Individu avec son revêtement de coccolithes. — b. Individu montrant l'organisation interne — c. Coccolithes de face et de profil,  $\times 5.250$  : (vac) vacuoles contractiles ; (chr.) chromatophore ; (n) noyau ; (leu) leucosine, d'après SCHILLER (1930).

LOHMANN avait décrit un seul flagellum chez les Calciomonades (1) qu'il avait pu observer à l'état vivant. D'après les travaux de SCHILLER (1930), ce nombre serait de deux chez toutes les formes qu'il a examinées provenant de l'Adriatique ; ces organismes sont délicats et les flagelles se détachent facilement. Le protoplasme contient normalement deux chromatophores jaunes et il remplit complètement l'intérieur de la coque. Celle-ci est composée de petites plaques calcaires, de contour elliptique le

plus souvent ; ces plaques sont perforées par un canal dans le genre *Coccolithophora* ; elles portent fréquemment des prolongements en forme d'épines ou de bâtonnets (fig. 33, 34, e).

1. Calciomonade : ce terme est synonyme de Coccolithinée.

Deux types principaux de plaques calcaires se rencontrent : les *discolithes* qui ne sont pas perforées et les *trémalithes* qui sont percées d'un orifice ou d'un canal en leur milieu. Les *rhabdolithes* sont des trémalithes allongés et percés d'un canal qui les parcourt de bout en bout (fig. 33, f).

L'importance des Coccolithinées paraît être très grande dans la formation des sédiments. Leur existence à l'état fossile est connue depuis EHRENBURG (1838) qui découvrit leurs squelettes calcaires dans divers terrains

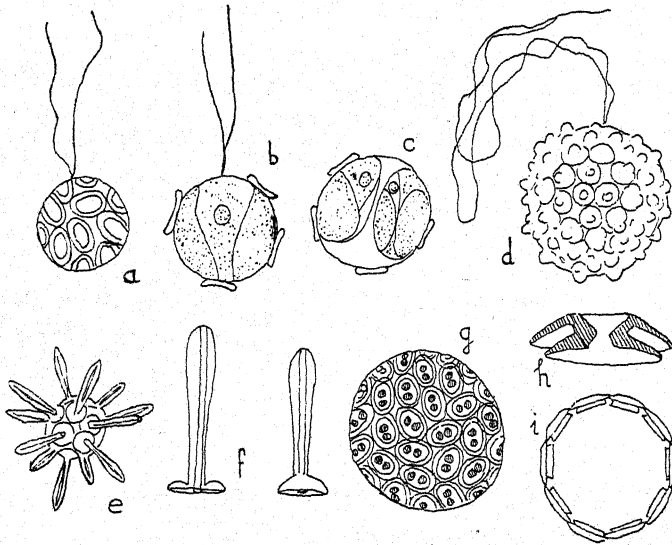


FIG. 33. — a., b., c. *Pontosphaera Huxleyi* : (c) division en 2 spores. — d. *Acanthoica acanthos*. — d., e., f. *Rhabdosphaera claviger* : (d) d'après GRAN (e., f) rhabdolithes d'après SCHILLER (1930). — g., h., i. *Coccolithus pelagicus* : (g) d'après SCHILLER (1930) ; (h) trémalithe vu en coupe ; (i) individu vu en coupe, d'après MURRAY et BLACKMANN.

sans en reconnaître la véritable nature et, depuis lors, des coccolithes ont été assez souvent identifiées dans diverses formations géologiques (voir p. 428). Enfin l'expédition du Challenger a montré que la boue des fonds sous-marins, principalement dans les mers chaudes, abondait en coccolithes, rhabdolithes et trémalithes et aussi en squelettes entiers (coccosphères, rhabdosphères). Les expéditions récentes ont confirmé ces données, en particulier les croisières de la *Najade* (1911-1914) dans l'Adriatique. D'après SCHILLER (1930) les Coccolithinées dépasseraient de loin les Diatomées comme organismes formateurs de sédiments dans l'Adriatique et dans les mers chaudes en général.

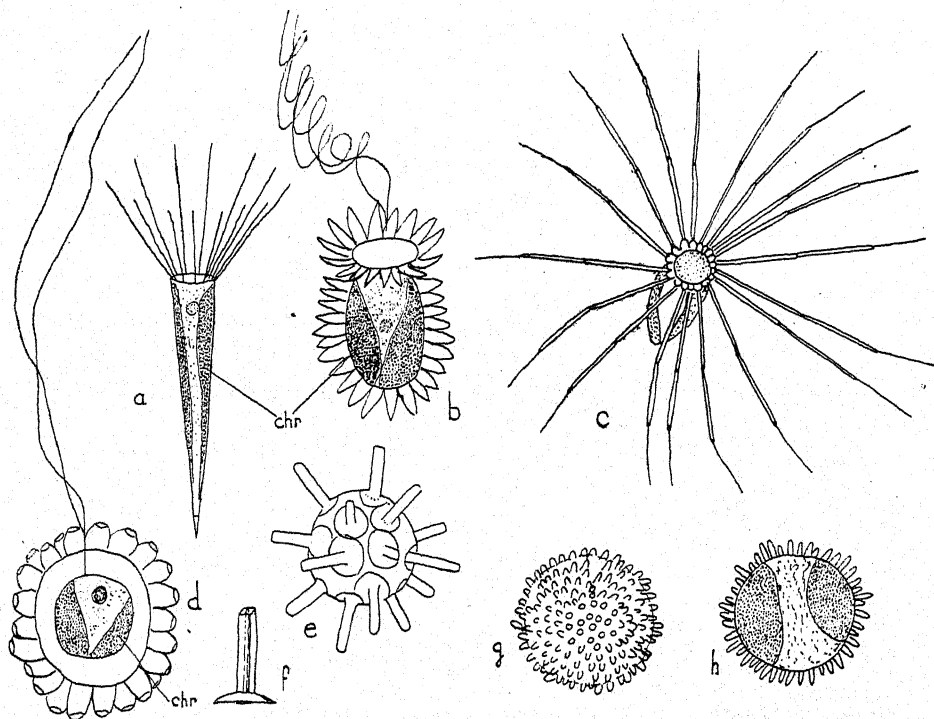


FIG. 34. — a. *Calcioconus vitreus*,  $\times 2.000$ . — b. *Calyptrosphaera circumpicta*,  $\times 2.000$ . — c. *Halopappus adriaticus* Schiller,  $\times 950$ . — d. *Lohmannosphaera paucoscyphos*,  $\times 2.400$ . — e. *Rhabdosphaera tignifer*,  $\times 2.000$ . — f. *Rhabdolithe* isolé. — g., h. *Rhabdosphaera tubulosa*,  $\times 2.000$ , d'après SCHILLER (1925) : (chr.) chromatophore

#### CLASSIFICATION.

Les Chrysophycées sont divisées par SCHILLER en trois groupes d'égale valeur : les *Euchrysomonadinées*, les *Coccolithinées* et les *Silico-flagellés*. SCHILLER a montré l'existence d'une véritable sporulation chez certaines *Coccolithinées*, ce qui marque une distinction peut-être assez importante avec les *Euchrysomonadinées*. Il y aurait aussi, d'après le même auteur, probabilité d'une reproduction sexuée chez ces Algues.

PASCHER (1925) distingue les séries suivantes dans les Chrysophycées en se fondant sur les principaux types d'organisation que l'on y rencontre, de façon à établir un parallèle avec les Chlorophycées et avec les Hétérokontées.

Voici quelles sont ces subdivisions, avec les genres principaux que nous croyons pouvoir leur attribuer :

#### I. *Chrysomonadales*. Type flagellé dominant.

*Chromulina* (1 seul cil) ; *Hyménomonadinées* et *Coccolithinées* (2 cils égaux) ; *Ochromonas*, *Synura* (2 cils inégaux).

- II. *Rhizochrysidales*. Type amiboïde, réticulé ou plasmodial dominant.  
*Chrysarachnion*, *Myzochrysis*, *Brehmiella*, *Rhizochrysis*.
- III. *Chrysocapsales*. Etat tétrasporoïde (palmelloïde); cellules dans une gelée.  
*Hydrurus*, *Celloniella*, *Phaeocystis*, *Chrysotilos*.
- IV. *Chrysosphaerales*. Etat végétatif protococcoïde; cellules entourées d'une membrane.  
*Chrysosphaera*, *Chrysobotrys*, *Epichrysis*.
- V. *Chrysotrichales*. Etat végétatif filamenteux.  
*Phaeothamnion*, *Apistonema*, *Nematochrysis*, *Thallochrysis*.

## BIBLIOGRAPHIE

- BIORET (G.). — Les écailles de *Synura uvella* Stein. Trav. déd. à L. Mangin, 1931.
- CHATTON (E.). — Pansporella perplexa. Réflexions sur la Biologie et la Phylogénie des Protozoaires (*Ann. des Sc. Nat., Zool.*, 10<sup>e</sup> S., VIII, 1925).
- CONRAD (W.). — *Arch. f. Protistenk.*, XXXIV, p. 79, 1914.
- Recherches sur les Flagellates de nos eaux saumâtres. II Chrysomonadines (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 56, p. 167, 1926).
- Essai d'une Monographie des genres *Mallomonas* Perty et *Pseudomallomonas* Chodat (*Arch. f. Protistenk.*, 59, 1927).
- Sur les Coccolithophoracées d'eau douce (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 63, p. 58, 1928).
- Flagellates nouveaux ou peu connus, II (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 72, p. 538, 1930).
- DEFLANDRE (G.). — Microscopie pratique. Le Microscope et ses Applications. La Faune et la Flore microscopiques des Eaux (Paul Lechevalier, édit., 1930, 373 p., 115 pl. n., 20 pl. col.).
- DOFLEIN (F.). — Untersuchungen über Chrysomonadinées, III et IV (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 46, p. 267 et p. 328, pl. XV-XXII, 1923).
- ENTZ (G. jun.). — In *Folia cryptogamica* publiées par Györfy, 1930.
- GEITLER (L.). — Neue Gattungen und Arten von Dinophyceen, Heterokonten und Chrysophyceen (*Arch. f. Protistenk.*, 63, 1928).
- GEMEINHARDT (K.). — Silicoflagellates in Rabenhorsts Kryptog. flora; X, Bd. 2 Abt. (Leipzig, 1930).
- Organismen formen auf der Grenze zwischen Radiolarien und Flagellaten (*Ber. d. d. bot. Gesell.*, p. 130, Bd. 49, 1931).
- KAMPTNER (E.). — Beitrag zur Kenntniss adriatischer Coccolithophoriden (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 58, p. 173, 1927).
- Über das System und die Phylogenie der Kalkflagellaten (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 64, p. 19, 1928).
- KORSCHIKOFF (A. A.). — Studies on chrysomonads (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 67, 1927).
- *Arch. f. Protistenk.*, 69, p. 253, 1929.

- LEBOUR (M. V.). — *Coccolithophora pelagica* Wallich from the Channel (*Journ. of marine Biol. Assoc.*, 13, 1923).
- LOHMANN. — Die *Coccolithophoridae* (*Arch. f. Protistenk.*, 1, 1902).
- MOLISCH (H.). — Über den Goldglanz von *Chromophyton Rosanoffii* Wor. (*Sitz. Ber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien*, 1901).
- PASCHER (A.). — Zur Homologisierung der Chrysomonadencysten mit den Endosporen der Diatomeen (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 48, p. 196, 1924).
- Die braune Algenreihe der Chrysophyceen (*Arch. f. Protistenk.*, 52, p. 489-564, 1925).
  - Über eigenartige rhizopodiale Flagellate (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 63, p. 227, 1928).
  - Eine braune, aerophile Gallertalge und ihre Einrichtungen für die Verbreitung durch den Wind (*Beih. z. Botan. Centralbl.*, 47, 1930).
  - Über zwei spezialisierte epiphytische Algen (*Beihefte zum Bot. Centralbl.*, Bd. 47, 1930).
  - Eine neue braune Fadenalge des Süßwassers (Chrysophyceae) (*Arch. f. Protistenk.*, 73, 1931).
  - Über eigenartige zweischalige Dauerstadien bei zwei tetrasporalen Chrysophyceen (Chrysocapsalen) (*Arch. f. Protistenk.*, 73, p. 73, 1931).
  - Systematische Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreihen (*Beih. z. Botan. Centralbl.*, 48, p. 317, 1931).
- PETERSEN (J. B.). — Om *Synura uvella* St. og nogle andre Chrysomonadin (*Vidensk. Meddel. fra Danks. naturhist.*, vol. 69, 1918).
- Beiträge zur Kenntniss der Flagellatengeißeln (*Botan. Tidskr.*, 40, p. 373, 1929).
- SCHERFFEL. — Notizen zur Kenntniss der Chrysomonadinal (*Ber. d. deutsch. Bot. Gesell.*, XXII, 1904).
- SCHILLER (S.). — Über Fortpflanzung geissellose Gattungen und die Nomenclatur der Coccolithophoracées (*Arch. f. Protistenk.*, 53, p. 326, 1926).
- Neue Chryso- und Cryptomonaden aus Altwässern des Donau bei Wien. (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 66, p. 436-458, 1929).
  - Die planktonischen Vegetationen des adriatischen Meeres. Die Coccolithophoriden Vegetation in den Jahren 1911-1914 (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 51, p. 1-130, taf. 1-9, 1925).
  - Coccolithinées in (*Rahenhorst's Kryptogamenflora*, Bd. X, Abt. 2, 1930).
- TROITZKAJA (O.). — Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte von *Uroglenopsis americana* (Calk.) Lemm. (*Arch. f. Protistenk.*, 1924).
-

## CHAPITRE IV

# FLAGELLOPHYCÉES

Il est souvent question des Algues flagellées, parmi lesquelles on place les Péridiniens, les Eugléniens, les Chrysomonadinées et les Cryptomonadinées. Cet ensemble ne formant pas cependant une catégorie naturelle ne doit pas être maintenu, mais nous avons cru bon de conserver le terme de Flagellophycées pour les Eugléniens et le petit groupe voisin des Chloromonadinées. Ce rapprochement, dans une même classe, des Euglénidées et des Chloromonadinées, est probablement quelque peu discutable. Il nous paraît justifié cependant par la similitude des pigments et le caractère franchement flagellé à l'état végétatif.

### I. — CHLOROMONADINÉES

Le genre le plus connu (*Vacuolaria*) comprend une seule espèce *V. virescens*, flagellé assez gros coloré en vert un peu jaunâtre, par de nombreux chloroplastes discoïdes (fig. 35). Deux flagellums dirigés dans des directions différentes sont insérés dans une dépression, à l'avant du corps. Il n'existe qu'une membrane périphérique très délicate, de sorte que des mouvements métaboliques sont possibles, mais le paramylon, substance hydrocarbonée particulière, que l'on trouve chez les Euglènes, fait ici défaut.

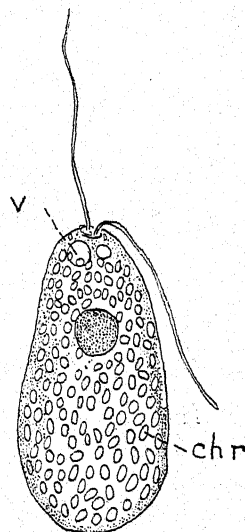


FIG. 35. — *Vacuolaria virescens* d'après SENN. : (chr) chromatophores.

### II. — EUGLÉNIDÉES

#### CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

Les Euglénidées sont des Flagellés d'organisation assez élevée, formant un petit groupe bien individualisé, dont les représentants vivent dans les

eaux stagnantes, surtout celles qui sont contaminées et riches en matières organiques ; on les trouve aussi, fréquemment, sur la terre et la boue des fossés. Quelques espèces seulement sont marines et connues depuis peu (SCHILLER, 1925). Ce groupe est fréquemment rangé parmi les Protozoaires, ce qui est parfaitement explicable, étant donné le nombre des formes incolores à nutrition saprophyte ou même franchement animale (Péranémacées).

Seul le groupe des Euglénien avec le genre principal *Euglena* présente une somme de caractères végétaux suffisante pour être classé parmi les Al-

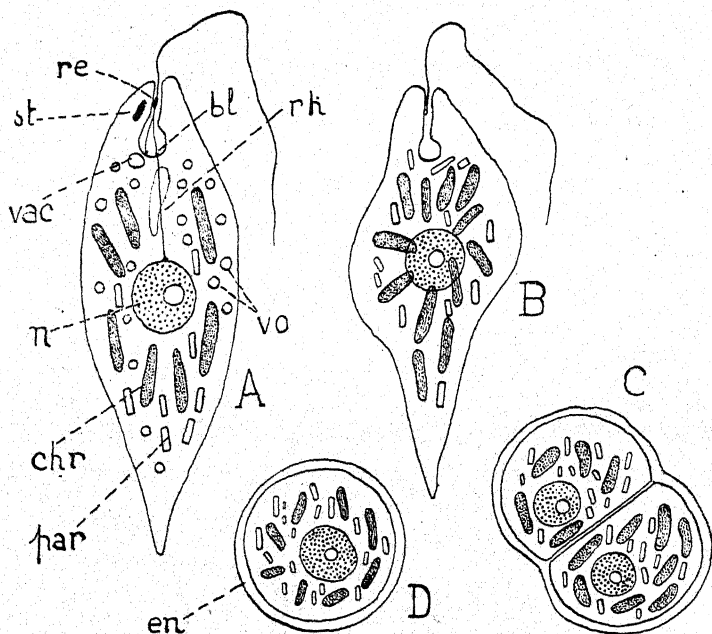


FIG. 36. — A. *Euglena* (du type *viridis*), schématique. — B. Métabolisme du corps. — D. Individu enkysté. — C. Division dans un kyste : (n) noyau ; (chr) chromatophores ; (par) paramylon ; (st) stigma ; (vac) vacuole contractile ; (bl) blépharoplaste ; (rh) rhizoplaste ; (vo) vacuoles du vacuome ; (re) renflement à la base du flagellum.

gues inférieures. Nous décrirons donc plus spécialement les Euglènes et les genres voisins.

L'*Euglena viridis* (fig. 36 ; A, B), déjà décrite en 1786 par O. F. MÜLLER sous le nom de *Cercaria viridis*, est un Flagellé vert dont le corps ovale est aminci en arrière avec une pointe incolore, tandis qu'à l'avant se trouve une sorte d'entonnoir dans l'intérieur duquel s'insère un long flagellum. La cellule peut se déformer et présenter des mouvements variés que l'on qualifie de métaboliques ; la membrane en effet est souple et de nature albuminoïde ; elle présente souvent des stries parallèles très marquées.

Il existe à l'avant une ou plusieurs *vacuoles contractiles* qui se vident dans

une vacuole principale, elle-même en communication directe avec l'extérieur par l'intermédiaire d'un canal. Dans cette même région s'observe une tache colorée en rouge, le *stigma* ou *point oculiforme* imprégné de carotène.

Les chromatophores verts, en forme de rubans, sont disposés en étoile autour d'une partie différenciée de protoplasme désignée sous le nom de *py-*

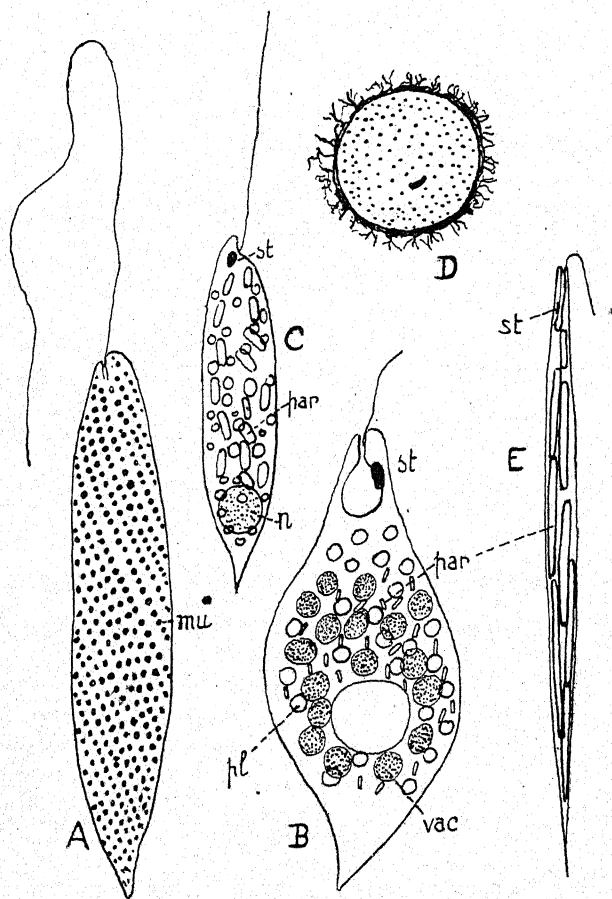


FIG. 37. — A. *Euglena granulata* Schmitz. Coloration vitale des corpuscules de mucus. — B. Même espèce contractée et colorée vitalemment : (st) stigma ; (pl) plastes ; (par) paramylon ; (vac) vacuole. — C. *E. proxima* P. A. Dang., : (n) noyau. — D. *Euglena* sp., stade de repos, avec sécrétion de mucus au dehors. — *Euglena acus* var. *pallida*. Original, ou d'après P. DANGEARD.

*rénoïde*. Le noyau, situé vers la partie postérieure du corps, contient une sorte de gros nucléole, le *caryosome* (1). Les réserves du protoplasme sont représentées par des bâtonnets ou des granules d'une réfringence spéciale,

1. Encore appelé *endosome* par divers auteurs.

le *paramylon*. C'est un corps hydrocarboné, de composition exacte mal connue, ne donnant pas la réaction iodée de l'amidon, soluble dans l'acide sulfurique concentré et la potasse.

Les Euglènes possèdent un système de petites vacuoles (fig. 37, B, p. 57) que l'on peut mettre en évidence facilement par des colorations vitales au rouge neutre ou au bleu de crésyl (vacuome) (PIERRE DANGEARD, 1924). Ces vacuoles punctiformes, très nombreuses, restent homogènes ordinairement, mais parfois leur contenu peut se précipiter sous l'influence du colorant vital. Beaucoup d'Euglènes sont capables de sécréter du mucus à

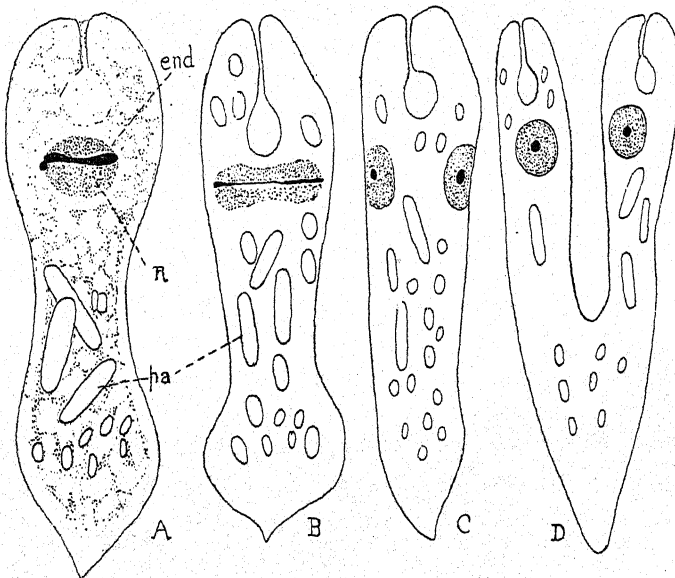


FIG. 38. — Division d'*Euglena deses* d'après P. A. DANGEARD (1902):  
(n) noyau; (end) endosome (nucléole).

l'extérieur, elles peuvent ainsi s'entourer d'une enveloppe transparente plus ou moins épaisse et passer à l'état d'immobilité, on dit alors quelles sont enkystées (fig. 37, D). Le mucus apparaît à la périphérie du corps sous forme de grains ou de bâtonnets qui fixent les colorants vitaux; sous certaines influences ce produit est émis au dehors par de minuscules orifices de la membrane alignés régulièrement dans les sillons chez les espèces striées (fig. 37, A). Cet appareil mucifère n'existe pas chez les formes dont les stades de repos ne sont pas connus (*Euglena acus*, *E. deses*).

On ne connaît chez les Euglènes que la reproduction végétative. La multiplication a lieu par division binaire ou *scissiparité* (fig. 38) qui est longitudinale et se produit parfois sur des individus libres (*E. flava*, etc.); le plus souvent la division se produit sur des Euglènes qui se sont immobilisées, se sont arrondies et ont sécrété une enveloppe de mucilage (fig. 36, D, C)

## DIVISION NUCLÉAIRE.

La division du noyau des Euglénidées a été décrite, soit comme une division indirecte d'un type primitif (fig. 39) (*haplomitose* de P. A. DANGEARD), soit comme une caryocinèse normale analogue à celle des Méta-phytes (TSCHENSOFF, 1915). En présence des opinions divergentes qui s'affrontent, nous serons conduit à examiner des faits se rapportant non seulement aux Euglènes, mais également aux Eugléniens incolores tels que les Péranémacées et les Hétéronémidées.

Nous trouvons tout d'abord que chez l'*Entosiphon sulcatum* (Duj.) Stein, (fig. 40) LACKEY (1929) a montré l'existence d'une division du noyau présentant les caractères principaux de l'haplomitose : il se forme des *chromospires* et non des chromosomes distincts ; à la métaphase, il n'y a aucun signe d'une division longitudinale des chromospires, mais celles-ci se coupent

FIG. 39. — Division du noyau d'*Euglena viridis* var. *violacea*, d'après P. A. DANGEARD (1902) : a. prophase. — b. séparation des chromosomes métaphasiques. — c. anaphase. — d. télophase.

en deux transversalement. Dans tous les cas le caryosome prend part à la division et constitue la partie centrale de la figure mitotique ; il se sépare en deux moitiés par étirement. De même chez l'*Euglena leucops*, Euglène parasite incolore, S. R. HALL (1931) a décrit la division transversale des chromosomes à la métaphase (fig. 41).

D'un autre côté, parmi ceux qui ont décrit chez les Eugléniens une caryocinèse typique comportant le dédoublement longitudinal des chromosomes, il faut citer R. P. HALL (1923), BAKER (1926), RATCLIFFE (1927).

D'après R. P. HALL, un élève de KOFOID, qui a observé la division chez le *Menoidium incurvum* (fig. 42), il se produit bien une fissuration longitudinale des chromosomes à la métaphase

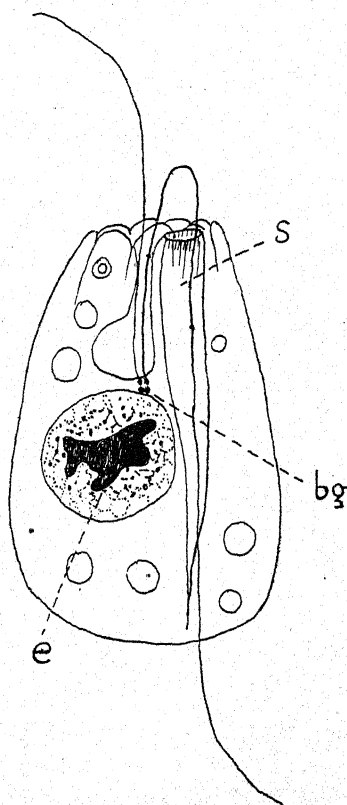


FIG. 40. — *Entosiphon sulcatum*, \*schématique, d'après LACKEY J.B. (1929) : (s) siphon ; (e) endosome ; (bg) granules basaux.

et l'apparence d'une division transversale des chromosomes, allongés pa-

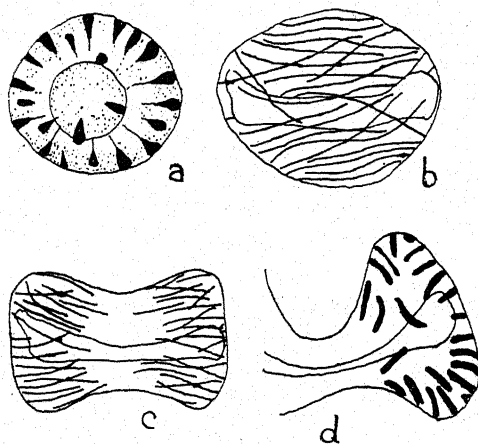


FIG. 41. — *Euglena leucops*,  $\times 8.000$ , division du noyau d'après S. R. HALL (1931) ; (a) interphase ; (b) début de la métaphase ; (c) début de l'anaphase ; (d) télophase.

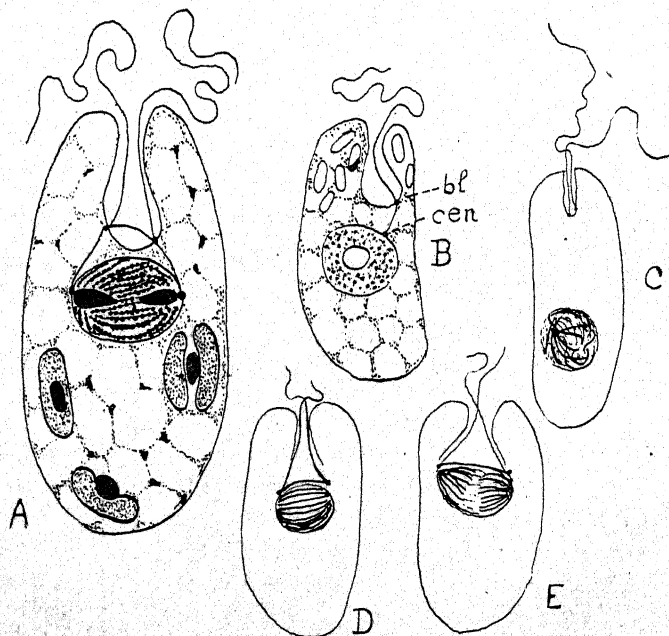


FIG. 42. — A. *Euglena agilis* avec noyau métaphasique. — B., C., D., E. *Menoidium incurpum* (Fres.) Klebs, d'après HALL R. P. (1923) : (A) état végétatif ; (C, D, E) stades de la division où seuls les noyaux et les flagellums ont été figurés ; (bl) blépharoplaste ; (cen) centrosome.

rallèlement les uns aux autres au stade de la plaque équatoriale, résulterait de la libération des extrémités qui étaient restées attachées ensemble

jusque-là dans le plan de l'équateur (fig. 42). Nous trouverons un mode de division analogue chez les Dinoflagellés ou CHATTON (fig. 61) l'a fait connaître.

#### APPAREIL FLAGELLAIRE.

Au noyau se rattache l'appareil flagellaire suivant le mode connu chez des Flagellés très divers. En principe la base du flagellum est insérée au niveau d'un corpuscule colorable, le *blépharoplaste*, lequel se relie par un filament délié, le *rhizoplaste*, à un granule coloré situé à la surface du noyau et généralement considéré comme un *centrosome* (fig. 44, p. 62). L'ensemble du flagellum et des structures annexes qui le relie au noyau est qualifié parfois de *système neuro-moteur* (KOFOLD).

Plusieurs auteurs (WAGER, 1899) ; (HAMBURGER, 1911) ont figuré le flagellum de divers Eugléniens se bifurquant à sa base ; les deux racines ainsi formées sont chacune reliée à un granule, le *blépharoplaste*. C'est surtout dans le genre *Euglène* que cette structure a été décrite, elle n'existerait pas chez le *Menoidium incurvum* d'après HALL (1923) (fig. 42) ni chez les *Pernanema* et les *Astasia* (fig. 44, p. 62).

Il est intéressant de suivre le comportement de l'appareil neuro-moteur au cours de la division cellulaire. Les faits sont d'ailleurs assez compliqués. Voici par exemple ce qui se passe chez le *Menoidium incurvum*. Le blépharoplaste, le rhizoplaste et le centrosome se divisent, en même temps que le noyau et alors que ce dernier se trouve au stade de la prophase ou au début de la métaphase. Un peu plus tard s'observent deux flagellums dont l'un a sans doute pris naissance *de novo* après la division en deux des blépharoplastes ; c'est du moins l'hypothèse la plus probable. L'appareil flagellaire de chaque cellule-fille se composerait donc d'un flagellum ancien et d'un flagellum nouveau issu du blépharoplaste.

Après la division des blépharoplastes, ceux-ci restent reliés entre eux par un filament de réunion connu sous le nom de *paradesmose* et qui s'observe chez beaucoup d'autres Flagellés (KOFOLD and SWEZY) Ce para-

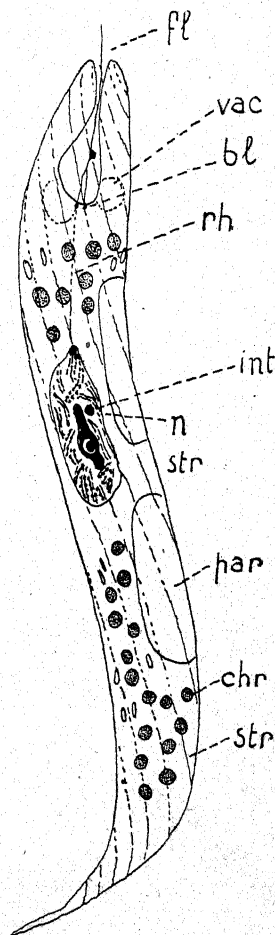


FIG. 43. — *Euglena Spirogyra* d'après RATCLIFFE (1927). Etat végétatif : (fl) flagellum ; (vac) vacuole contractile ; (bl) blépharoplastes ; (rh) rhizoplaste ; (int) corpuscule intra-nucléaire ; (par) paramylon ; (chr.) chromatophores ; (str) stries de la cuticule.

desmose a été décrit chez l'*Euglena agilis*, le *Menoidium incurvum* (HALL, 1923) et chez divers Dinoflagellés (*Oxyrhis marina*, *Ceratium hirundinella*).

Il ne paraît pas y avoir d'uniformité chez les Euglénien en ce qui concerne l'origine des flagellums et des structures qui s'y rattachent. Dans certains cas, l'ensemble de l'appareil neuro-moteur du parent se détruit

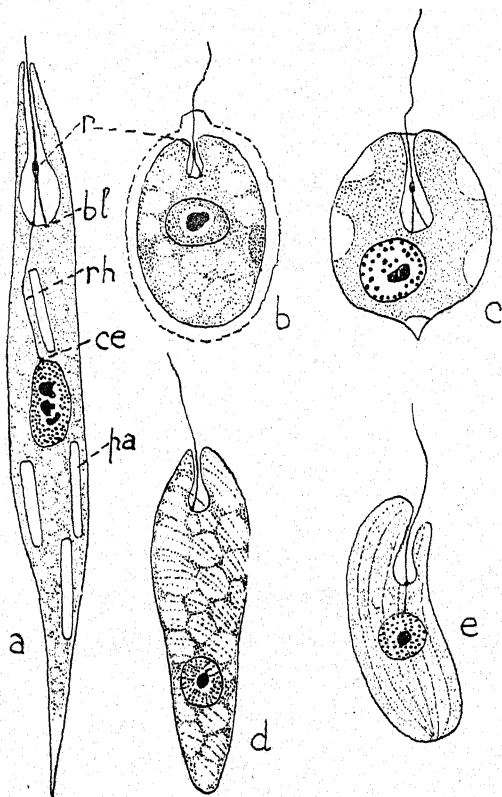


FIG. 44. — Euglénien fixés et colorés montrant l'appareil flagellaire et ses relations avec le noyau : a. *Euglena acus*. — b. *Trachelomonas scabra*. — c. *Lepocynclis ovum*. — d. *Astasia Dangardii*. — e. *Menoidium incurvum* : (r) renflement flagellaire ; (bl) blépharoplaste ; (rh) rhizoplaste ; (ce) centrosome ; (pa) paramylon d'après HALL R. P. et JAHN T. L. (1929).

à chaque division et, à partir du noyau, se forment les centrosomes, rhizoplastes, blépharoplastes et flagellums (BAKER, 1926, chez l'*Euglena agilis*). Chez l'*Entosiphon sulcatum* (LACKEY, 1929) les flagellums anciens seraient conservés et passeraient tout entiers dans l'un des produits de la division, ceux de l'autre individu étant de nouvelle formation. D'après RATCLIFFE (1927) chez l'*Euglena spirogyra* (fig. 46), l'ancien flagellum se dédoublerait longitudinalement et chaque moitié s'unirait avec un flagellum de nouvelle

formation. Ce dernier mode paraît assez improbable, d'après ce que l'on sait de la division des Flagellés en général.

Ce qu'il faut retenir de ces procédés très divers c'est que les flagellums.

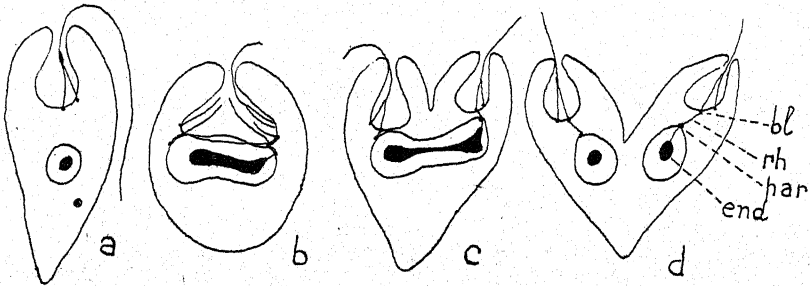


FIG. 45. — *Euglena agilis*, d'après B. BAKER (1926) : a. état végétatif. — b., c., d. stades successifs de la division ; (bl) blépharoplaste ; (rh) rhizoplaste ; (par) parabasal (end) endosome.

se forment toujours par croissance à partir d'un corpuscule basal particulier ou *bléphéropaste* et que le noyau prend part directement à la formation de l'ensemble neuro-moteur.

Parmi les Euglénienens incolores les *Astasia* sont très voisines morphologiquement des *Euglena*, mais elles sont complètement dépourvues de plastides.

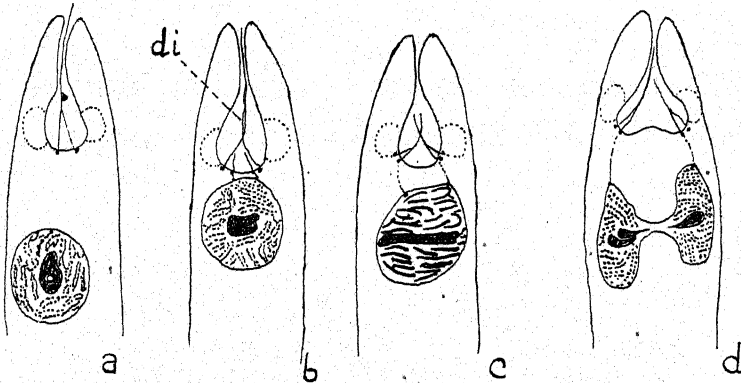


FIG. 46. — Stades successifs de la mitose d'*Euglena Spirogyra* d'après RATCLIFFE (1927) : a., b. Prophase. — c. Métaphase. — d. Anaphase : (di) division de l'ancien flagellum.

colorés et le stigma fait défaut ; il n'y a pas de bifurcation du flagellum à sa base (fig. 44, e), tandis que ce caractère paraît constant chez les Euglènes. Les *Astasia* peuvent donc être distinguées par l'un ou l'autre de ces caractères des Euglènes, incolores également, qu'on peut obtenir artificiellement dans des cultures à l'obscurité, ou en milieu organique, aux dépens de formes vertes telles que l'*Euglena gracilis* (ZÜMSTEIN, TER-

NETZ). Elles sont distinctes aussi des Euglènes incolores qui s'observent parfois dans la nature vivant à la lumière, dans les milieux ordinaire-

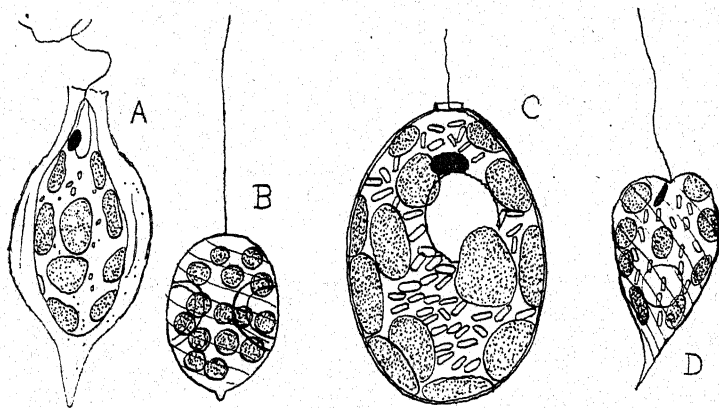


FIG. 47. — A. *Strombomonas costata* Defl. d'après DEFLANDRE (1930); B. *Lepocynclis ovum*. — C. *Trachelomonas*. — D. *Phacus pyrum*. Original.

ment riches en détritus. La plus commune de ces dernières est l'*E. hyalina* Ehrb. que KLEBS considère comme une variété de l'*E. viridis*. On a décrit également l'*Euglena acus* var. *pallida* (P. DANGEARD, 1930) et une

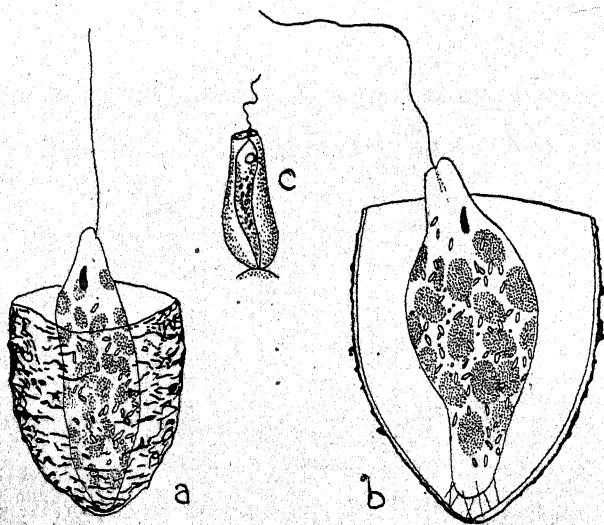


FIG. 48. — a., b. *Klebsiella alligata* Pascher, d'après PASCHER (1931) : (a) individu mobile ; (b) coupe optique à travers la coque. — C. *Ascoglena vaginicola* St. d'après STEIN.

espèce connue seulement à l'état incolore, l'*Euglena curvata*. Enfin l'*Euglena leucops* est parasite (HALL S. R., 1934).

Certains Euglénienens sont entourés d'une membrane rigide, ou même d'une

véritable coque : ce sont les *Lepocinclis*, *Phacus* et *Trachelomonas* (fig. 47). Ce dernier genre est spécialement fertile en espèce que l'on distingue par la forme et la structure de la coque (DEFLANDRE, 1926-1927). L'existence d'une enveloppe largement détachée du corps, comparable à la thèque d'un *Dinobryon*, caractérise le genre *Ascoglena* et le genre *Klebsiella* que PASCHER a décrit récemment (fig. 48).

## BIBLIOGRAPHIE

## EUGLÉNIDÉES.

- BACKER (W. B.). — Studies in the life-history of *Euglena*. I. *Euglena agilis* Carter. (*Biol. Bull.*, vol. 51, p. 321-362, 1926).
- BRETSCHNEIDER (L. H.). — Über den feineren Bau von *Phacus costata* Conrad. (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 53, 1926).
- CAUSEY (D.). — Mitochondria in *Euglena gracilis* (*Univers. of Calif. Publ. Zool.*, 28, p. 217-224, pl. 19-20, 1926).
- DANGEARD (P. A.). — Recherches sur les Euglénien (Le Botaniste, Sér. VII, 1902).
- Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs (Le Botaniste, XI, 1910).
- DANGEARD (Pierre). — Le vacuome chez les Euglénien (Bull. Soc. Bot. Fr., 4<sup>e</sup> S., t. XXIV, p. 297, 1924).
- L'appareil mucifère et le vacuome chez les Euglènes (Ann. de Protistol., vol. 1, fasc. 2-3, p. 68-74, 1928).
- Sur une Euglène incolore du groupe de l'*Euglena acus* (*E. acus* var. *pallida*) (Le Botaniste, XXII, p. 1-14, 1 pl., 1930).
- DEFLANDRE (G.). — A propos de l'*Euglena acus* Ehrb. (*Rev. Algol.*, 1, n° 3, 1924).
- Monographie du genre *Trachelomonas* Ehrb. (*Rev. génér. de Bot.*, 38-39, 1926-1927).
- DREZEPOLSKI (R.). — Supplément à la connaissance des Euglénien de la Pologne (« Kosmos » Journ. Soc. Polon. Naturalistes « Kopernik », vol. 50, fasc. 1, 1925).
- L'évolution du noyau et son rôle chez les Euglènes (Ann. de Protistol., vol. 11, fasc. 2-3, pp. 109-119, 1929).
- DUSI (H.). — Les limites de la concentration en ions H pour la culture d'*Euglena gracilis* Klebs (*C. R. Soc. Biol.*, CIII, p. 184, 1930).
- La nutrition autotrophe d'*Euglena gracilis* Klebs aux dépens de quelques corps azotés inorganiques (*C. R. Soc. Biol.*, CIV, p. 662, 1930).
- Limites de la concentration en ions H pour la culture de quelques Euglènes (*C. R. Soc. Biol.*, CIV, p. 734, 1930).
- GARD (M.). — Biologie d'une nouvelle espèce d'Euglène (*Comptes Rend. Ac. Sc. Paris*, 169, 1919).
- GICKLHORN (J.). — Eine einfache Methode zur Darstellung der Geissel mit Basalkorn bei Flagellaten (*Zeitsch. f. wiss. Mikr.*, Bd. 38, 1921).
- GOOR (A.-C.-J. Van). — Die Euglenineen des holländischer Brackwassers mit besonderer Berücksichtigung ihrer Chromatophoren (*Rev. trav. bot. néerl.*, 2, p. 292-314, 1925).

- GRASSÉ (P.). — Vacuome et appareil de Golgi chez les Eugléniens (*C. R. Ac. Sc.*, 181, p. 482, 1925).
- GUNTHER (Fr.). — Über den Bau und die Lebensweise der Euglenen (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 60, p. 511-590, 1927-1928).
- HAASE (G.). — Studien über *Euglena sanguinea* (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 20, 1910).
- HALL (R. P.). — Morphology and binary fission of *Menoidium incurvum* (Fres.) Klebs (*Univers. Calif. Public. Zool.*, 20, 447-476, pl. 40-41, 1923).
- HALL (R. P.) et JAHN (T. L.). — On the comparative cytology of certain Euglenoid flagellates and the systematic position of the families Euglenidae Stein and Astasiidae Bütschli (*Trans. of the Americ. Microsc. Society*, 48, p. 388, 1929).
- HALL (R. P.) et POWEL (W. N.). — Morphology and binary fission of *Peranema trichophorum* (Ehrb.) Stein. (*Biol. Bull.*, 54, 36-65, 1928).
- HALL (S. R.). — Observations on *Euglena leucops* sp. nov. (*Biol. Bull.*, 60, 327-344, 1931).
- HAMBURGER (G.). — Studien über *Euglena Ehrenbergii* insbesondere über die Körperhülle (*Sitz. d. Heidelb. Akad.*, 1911).
- LACKEY (James B.). — Studies in the life histories of Euglenida. I. The cytology of *Entosiphon sulcatum* (Duj.) Stein (*Arch. f. Protistenk.*, 66, p. 175-200, 1929). II. The life cycles of *Entosiphon sulcatum* and *Peranema trichophorum* (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 67, p. 128, 1929).
- LOEFFER (J. B.). — Morphology and binary fission of *Heteronema acus* (Ehrb.) Stein (*Arch. f. Protistenk.*, 74, p. 449-470, 1931).
- MAINX (F.). — Einige neue Vertreter der Gattung *Euglena* Ehrb. (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 45, p. 150-162, 1926).
- Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Eugleninen (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 60, p. 305-414, 1927-1928).
- OYE (P. van). — Note sur l'*Euglena acus* Ehrb. (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, t. LVI, fasc. 2, 1924).
- PASCHER (A.). — Eugleninen in « Süßwasser flora Deutschlands-Öster. u. d. Schweiz » (rédigé par Lemmermann).
- RATCLIFFE (H. L.). — Mitosis and cell division in *Euglena spirogyra* Ehrb. (*Biol. Bull. of the marine Biol. Laborat. Woods Hole, Mass.*, 1927).
- SKVORTZOFF (B. W.). — Die Euglenaceen Gattung *Trachelomonas* Ehrb. (*Arbeiten des biolog. Sungari Station*, Bd. I, 1925).
- SVIRENKO (D. O.). — Über die Systematik des Euglenaceae (*Arch. Russ. Prot.*, vol. 6, p. 195-207, 1913) (en russe avec résumé en français).
- TERNETZ. — Zur Morphologie und Physiologie des *Euglena gracilis* Klebs. (*Jahrb. f. wissenschaft. Bot.*, Bd. LI, 1912).
- TSCHENZOFF (B.). — Die Kernteilung bei *Euglena viridis* Ehrb. (*Arch. f. Protistenk.*, 36, p. 137, 1915-1916).
- WILSON (C.), NATHANIEL. — The cytology and reproduction of the flagellata *Trachelomonas volvocina* (*Transac. Amer. Microsc. Soc.*, 47, p. 434-443, pl. 57-58, 1928).

## CHAPITRE V

# DINOPHYCÉES

---

Les Dinophycées comprennent l'importante classe des Dinoflagellés ou Péridiniens à laquelle peut être rattaché le petit groupe des *Cryptomonadinées*.

### I. — CRYPTOMONADINÉES

Les Cryptomonadinées sont des Flagellés souvent colorés en brun, mais possédant parfois des teintes assez variables. Le corps est comprimé d'avant

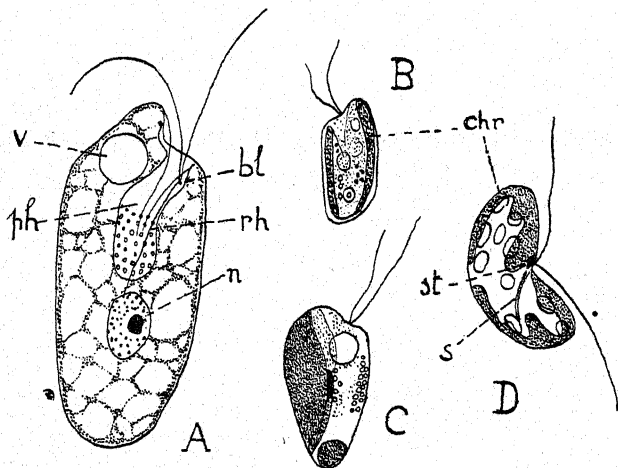


FIG. 49. — A. *Chilomonas Paramecium*, d'après UHLELA. — B. *Cryptomonas erosa* Stein, d'après STEIN. — C. *Rhodomonas lacustris* Pascher et Ruttner, d'après PASCHER. — D. *Protochrysis phaeophycearum* Pascher : (n) noyau ; (v) vacuole ; (ph) entonnoir ; (bl) blépharoplaste ; (rh) rhizoplaste ; (chr) chromatophore ; (s) sillon ; (st) stigma.

en arrière chez beaucoup d'entre eux et les deux cils un peu inégaux, que portent les cellules, sont fixés en des points assez variables, au-dessous de l'extrémité antérieure, ou bien au milieu de la face ventrale (*Protochrysis*) (fig. 49, D).

Le plus souvent il existe deux chromatophores allongés suivant le grand axe de la cellule (fig. 49, B). Le corps est parcouru par un sillon chez les *Cryptochrysis* et les *Chroomonas*, ou creusé d'un entonnoir (*Chilomonas*, *Cryptomonas*) à l'entrée duquel sont insérés les flagellums (fig. 49, A.).

La présence d'un sillon transversal caractérise au contraire les *Protochrysis*. On peut retrouver dans cette forme, à l'état d'ébauche, les traits essentiels de l'organisation dinoflagellée.

Les Cryptomonadinées ont des caractères assez spéciaux qui les font ranger assez souvent dans une classe distincte de Flagellés. Ils peuvent être considérés comme établissant un lien entre les Chrysomonadinées (par l'intermédiaire des *Ochromonas*) et les Dinoflagellés.

## II. — DINOFLAGELLÉS (Péridiniens).

### CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

Les Dinoflagellés forment un ensemble assez vaste qui joue un rôle important parmi la population microscopique de la mer et des eaux douces. Ils renferment des formes nombreuses et très variées. On les reconnaît à la

présence de deux flagellums diversement orientés et généralement dans deux plans perpendiculaires l'un à l'autre. Le corps présente souvent deux sillons situés dans des plans perpendiculaires et la structure du noyau est assez caractéristique.

Nous pouvons prendre comme exemple une forme nue, dont le protoplasme est dépourvu d'enveloppe résistante, un *Gymnodinium* (fig. 50).

Le corps est partagé en deux parties par un sillon transversal. Du côté antérieur, un sillon longitudinal s'étend du sillon transverse au pôle inférieur.

Deux flagellums ont leur insertion au carrefour de ces deux sillons, l'un s'étend en direction longitudinale, l'autre s'enroule et vibre contenu dans le sillon transversal (1). C'est le flagellum transversal qui est sans

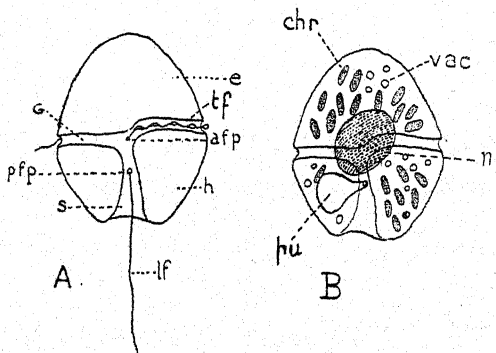


FIG. 50. — A. Schéma d'un *Gymnodinium*, d'après LEBOUR (1925) : (e) epitheca ; (h) hypotheca ; (lf) flagellum longitudinal ; (tf) flagellum transversal ; (g) sillon équatorial ; (s) sillon longitudinal ; (afp) pore flagellaire antérieur ; (pfp) pore flagellaire postérieur. — B. Schéma de l'organisation interne, Original : (n) noyau ; (chr.) chromatophores ; (pu) pusule ; (vac) vacuoles.

1. Le flagellum transversal est aplati en ruban et non filamenteux chez beaucoup de Péridiniens.

doute la cause du mouvement de rotation observé pendant la marche, tandis que le flagellum longitudinal doit pousser la cellule en avant en agissant à la façon d'une godille.

Le protoplasme contient un gros noyau (fig. 50, *n*) qui, même à l'état de repos, présente souvent une structure fibrillaire formée de granules disposés en files (1). Des plastes bruns sont répartis dans le protoplasme périphérique, au-dessous de la membrane (fig. 50, *chr.*) ; parfois les plastes colorés font complètement défaut et l'organisme est, soit incolore, soit pigmenté de façon variable (assez souvent rouge ou rosé). Dans des cas nombreux, on a pu constater l'existence d'une véritable nutrition animale et des proies solides peuvent être introduites, grâce à la formation de pseudopodes, à l'intérieur du cytoplasme et y être digérées.

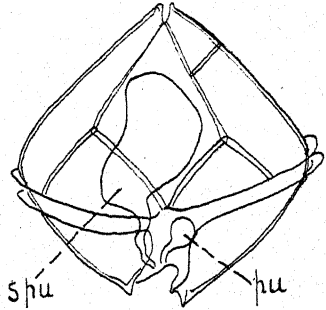


FIG. 51. — *Peridinium pallidum* : (*spu*) pusule principale ; (*pu*) pusule annexe. Original.

Il peut y avoir une tache pigmentée, le *stigma* ou point rouge, situé au voisinage de l'insertion des flagellums. Le système des vacuoles est certai-

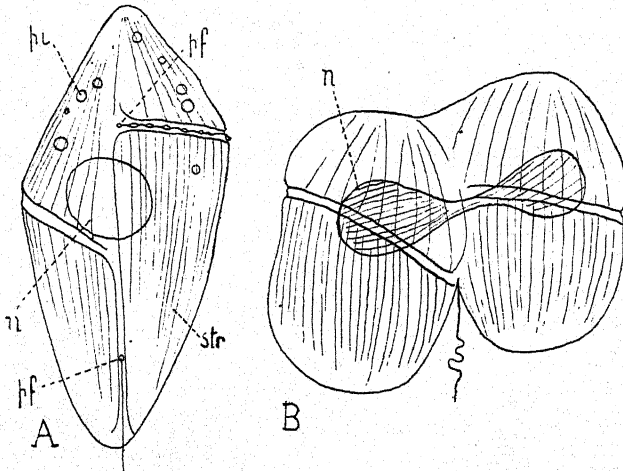


FIG. 52. — A. *Gyrodinium corallinum* Kof., d'après KOFOID (1921). — B. Division de *Gymnodinium heterostriatum*, d'après DOGIEL (1906) : (*n*) noyau ; (*pf*) pore flagellaire ; (*pi*) pigment ; (*str*) stries de la cuticule.

nement assez compliqué et d'ailleurs mal connu encore, de même que les diverses inclusions qui peuvent se rencontrer à l'intérieur du protoplasme

(grains de pigments, globules de lipides, etc). Un caractère particulier qui semble assez constant chez les Péridiniens est l'existence de sortes de vacuoles ou *pusules* remplies de liquide, dont le corps est creusé et qui communiquent avec l'extérieur par un pore s'ouvrant dans le sillon longitudinal (fig. 50, 51, *pu*).

La multiplication a généralement lieu par division du corps en deux moi-

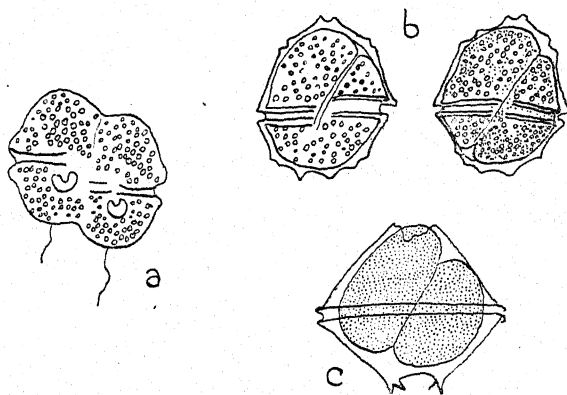


FIG. 53. — a. *Glenodinium cinctum* Ehrb. Division à l'état mobile. — b. Division de *Peridinium tabulatum* à l'intérieur de la thèque, d'après SCHILLING (1913). — c. Division de *P. pallidum* et ouverture de la thèque à son sommet. Original.

tiés, c'est-à-dire par scissiparité (fig. 53). Le plan de division est généralement oblique, au lieu d'être situé exactement dans le plan de symétrie. La formation de Kystes est fréquente : le *Gymnodinium* s'entoure d'une membrane, perd sa mobilité. Ces Kystes sont particuliers, ils sont très souvent en relation avec la multiplication, car la division a lieu pendant ces phases de repos.

#### PRINCIPAUX TYPES.

Pour faire connaître suffisamment le groupe des Dinoflagellés, il serait nécessaire de décrire un grand nombre de types, car ce groupe présente une variété étonnante de genres et d'espèces. Ils sont colorés ou incolores (une grande partie des *Peridinium*) ; plusieurs sont phosphorescents.

Les principales modifications morphologiques résultent de la présence, chez les Péridiniens les plus évolués, d'une carapace cellulosique plus ou moins compliquée. Ce qui est caractéristique et se retrouve chez toutes les espèces, ce sont les deux flagellums différents. La présence de deux sillons, l'un transversal, l'autre longitudinal est aussi très générale, et ne comporte que de rares exceptions (Adinides, Noctiluque).

Les *Gymnodinium* sont nus, dépourvus de carapace ou *thèque*, mais, chez quelques espèces d'eau douce, on a décrit récemment une pellicule formée par un réseau de plaques polygonales ; enfin beaucoup de *Gymnodinium* ont

un ectoplasme différencié, lisse ou strié (fig. 52). Il existe au contraire une thèque dans le genre *Glenodinium* qui comprend beaucoup d'espèces d'eau douce (fig. 53).

Chez les *Péridinium*, le corps est enveloppé d'une carapace résistante, de nature cellulosique, formée de plaques distinctes, réunies par des lignes de suture (fig. 51, 55). Les plaques présentent des sculptures variées consistant le plus souvent en un réseau polygonal avec de petites épines en saillie aux angles du réseau. Les lignes de suture correspondent aux régions près

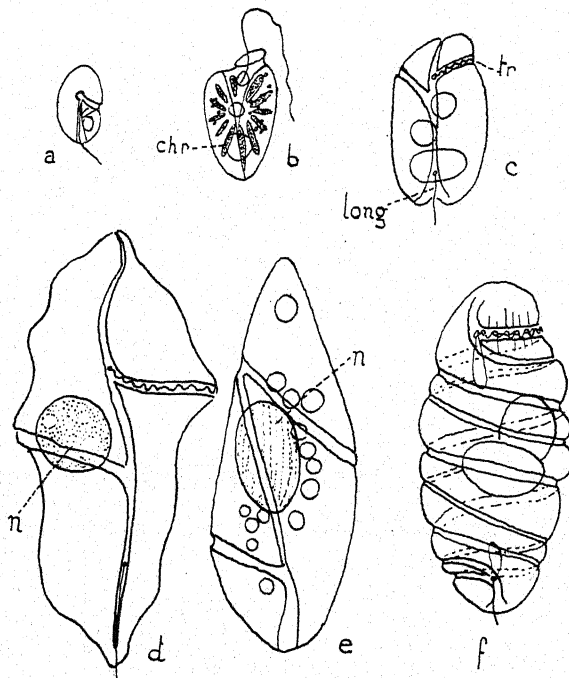


FIG. 54. — Gymnodiniens divers, tiré de KOFOID (1921),  $\times 450$  :  
a. *Hemidinium nasutum* Stein. — b. *Amphidinium Steinii*. — c. *Amphidinium scissum* Kof. — d. *Gyrodinium spumantia* Hof. — e. *Gyrodinium confortum* Schütt, d'après SCHÜTT. — f. *Cochlodinium angustum* Kof.

desquelles les différentes plaques viennent au contact l'une de l'autre : très minces sur les jeunes exemplaires, elles peuvent ensuite acquérir une grande largeur et présenter une structure en barreaux d'échelle (fig. 55, sut.) plus ou moins espacés.

Les plaques sont disposées différemment du côté apical ou *epitheca* et du côté antapical ou *hypotheca*. Comme leur forme et leur disposition sont utilisées pour la classification, on a distingué plusieurs groupes de ces plaques : les *prééquatoriales*, *intermédiaires* et *apicales* d'un côté : les *postéquatoriales*,

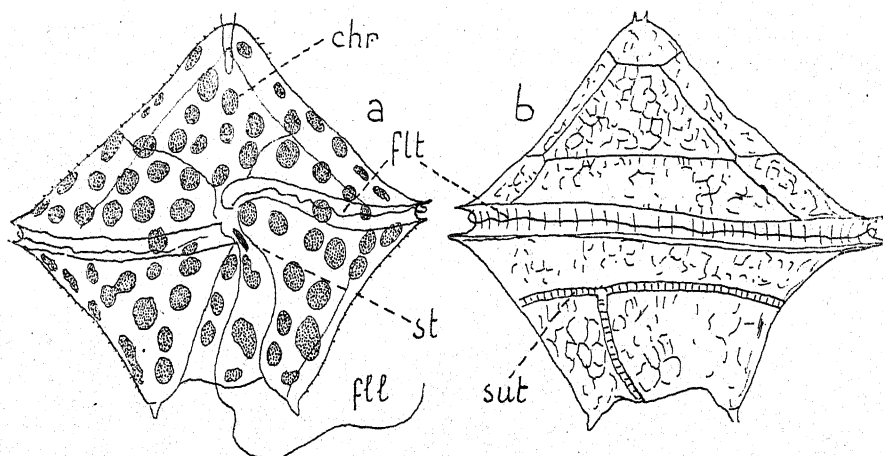


FIG. 55. — *Peridinium pentagonum* Gran (*in vivo*), d'après CONRAD (1926). *a.* Vue ventrale. — *b.* Vue dorsale : (*st*) stigma ; (*chr.*) chromatophores ; (*fl*) flagellum longitudinal ; (*flt*) flagellum transversal ; (*sut*) suture des plaques de la carapace.

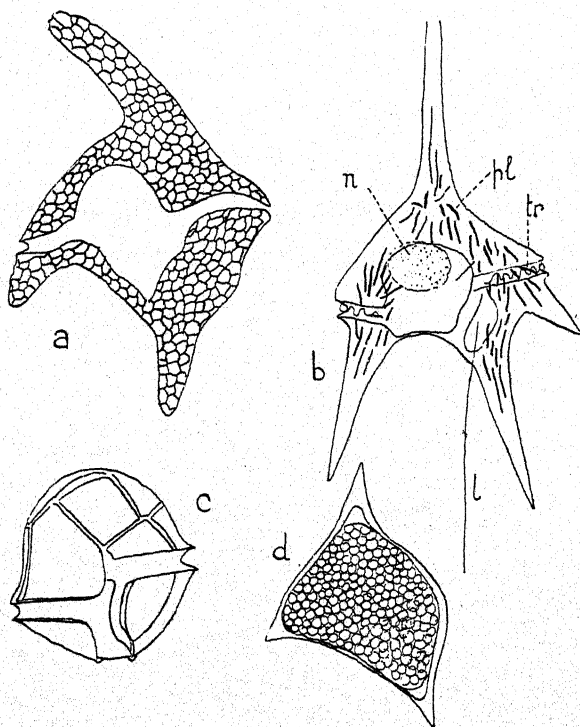


FIG. 56. — Péridiniens d'eau douce ; Original : *a.* *Ceratium curvirostre*, carapace. — *b.* *C. hirundinella*, individu vivant : (*l*) flagellum longitudinal ; (*tr*) flagellum transversal ; (*n*) noyau ; (*pl*) plastes. — *c.* *P. Willei*, carapace. — *d.* Kyste de *C. hirundinella*.

et les *antapicales* de l'autre. Dans chaque groupe une plaque donnée est désignée par un numéro d'ordre.

Du côté antérieur, au voisinage de l'insertion des flagellums, se trouve une petite région où le protoplasme est nu : c'est l'*area ventrale*. Quant au sillon circulaire et au sillon longitudinal, ils sont aussi recouverts de plaques spéciales et souvent garnis d'épines ou de membranes sur leurs bords.

Les *Ceratium* (fig. 57) sont représentés dans le plancton d'eau douce par

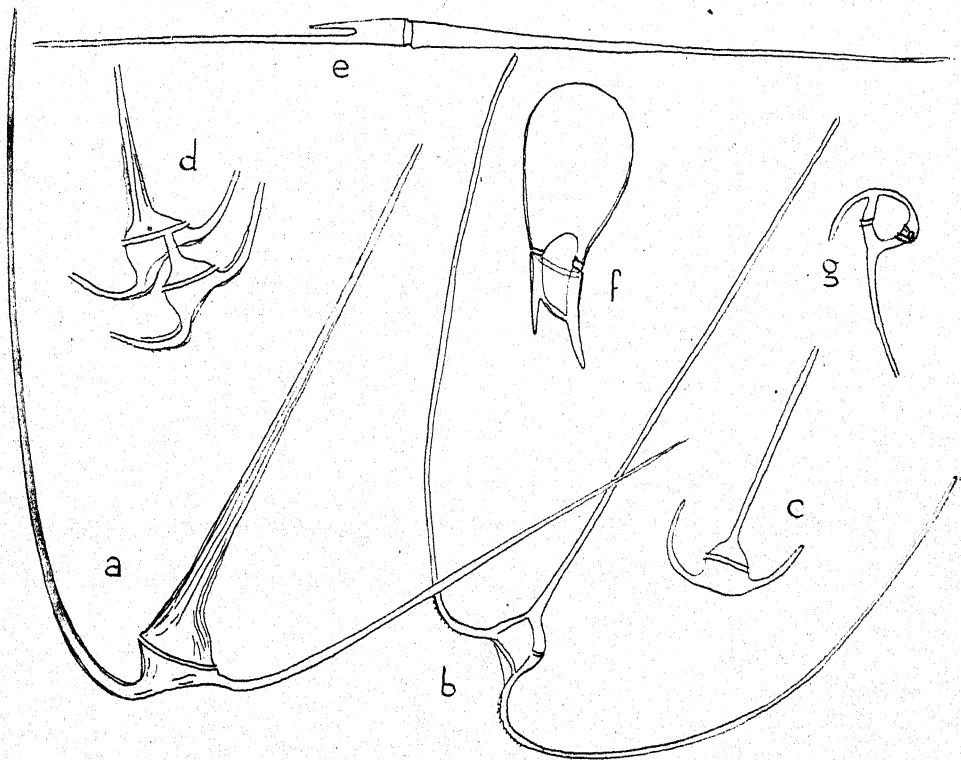


FIG. 57. — *Ceratium* marins. Original : a. *Ceratium Pavillardii*. — b. *C. macroceros*. — c. *C. pulchellum*. — d. Chafne de *C. sumatranum*. — e. *C. strictum*. — f. *C. prae-longum*. — g. *C. concilians*,  $\times 125$ .

quelques espèces (*C. Hirundinella*, *C. cornutum*, *C. curvirostre*). Le commun et variable *Ceratium hirundinella* devrait même pour certains protistologues être démembré en plusieurs espèces distinctes (ENTZ G., 1922) ; mais c'est surtout comme éléments du plancton marin que les *Ceratium* abondent. On en connaît un si grand nombre de formes qu'on pourrait croire au premier abord à la variabilité presque indéfinie d'un petit nombre de types se rattachant les uns aux autres par toutes sortes d'intermédiaires. En réalité une analyse toujours plus précise permet de distinguer un assez

grand nombre d'espèces bien définies et une petite proportion d'espèces dont les limites sont moins nettes.

Chez les *Ceratium* le corps se prolonge à l'intérieur de bras plus ou moins longs ; très courts chez certaines espèces (*C. Furca*, *C. gravidum*), ils atteignent une longueur démesurée et une minceur extrêmes chez certains *Ceratium* des mers chaudes (*C. massiliense*, *C. carriense*).

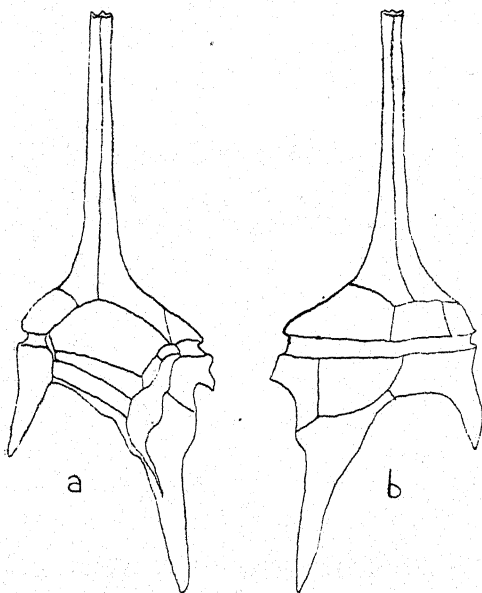


FIG. 58. — *Ceratium hirundinella*. Schéma de la carapace, d'après ENTZ G. (1927) : a. Vue ventrale. — b. Vue dorsale.

Les *Ceratium* ont une thèque et des plaques (fig. 58) comme les *Peridinium*, mais celles-ci sont disposées autrement. Une coloration vitale au rouge neutre permet de reconnaître l'existence à l'intérieur du protoplasme de très nombreuses vacuoles de toutes grosseurs (fig. 361).

La division des *Ceratium* a lieu surtout durant la nuit ; le plan de division est oblique par rapport à l'axe du corps et chaque moitié emporte avec elle une partie de la carapace et reforme celle qui lui manque *de novo* (fig. 59). Ainsi la thèque est toujours composée de deux parties d'âges différents. Après la division deux individus peuvent rester réunis entre eux par une de leurs cornes

et, le phénomène se poursuivant, il peut se former des chaînes d'un grand nombre d'individus (fig. 57, d).

La division du noyau chez les *Ceratium* (fig. 60) a été décrite bien des fois, en particulier par LAUTERBORN (1895), JOLLOS (1910), BORGERT (1910) ENTZ G. (1921), HALL (1925). Les auteurs anciens n'avaient pas décrit de vraies mitoses avec dédoublement longitudinal des chromosomes ; d'après HALL, il y aurait cependant chez les *Ceratium hirundinella* une mitose typique dans laquelle les chromosomes se dédoubleraient longitudinalement, puis se déplieraient pour former une plaque équatoriale composée de paires de chromosomes-fils rattachées par leurs extrémités situées dans un plan équatorial (fig. 60). Les chromosomes sont très nombreux et ne peuvent être dénombrés exactement ; d'après BORGERT et ENTZ G., leur nombre atteindrait ou dépasserait 200 et l'on est encore bien loin du nombre présenté par certains Radiolaires qui auraient 1.000 à 1.500 chromosomes dans leurs noyaux.

Le type de mitose décrit par HALL correspond à la *mitose syndinienne*

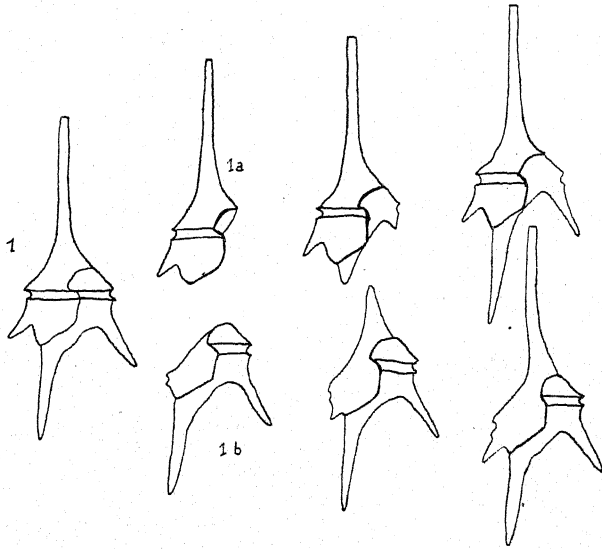


FIG. 59. — Division de *Ceratium hirundinella* et croissance des deux cellules-filles, schématique, d'après ENTZ (1931).

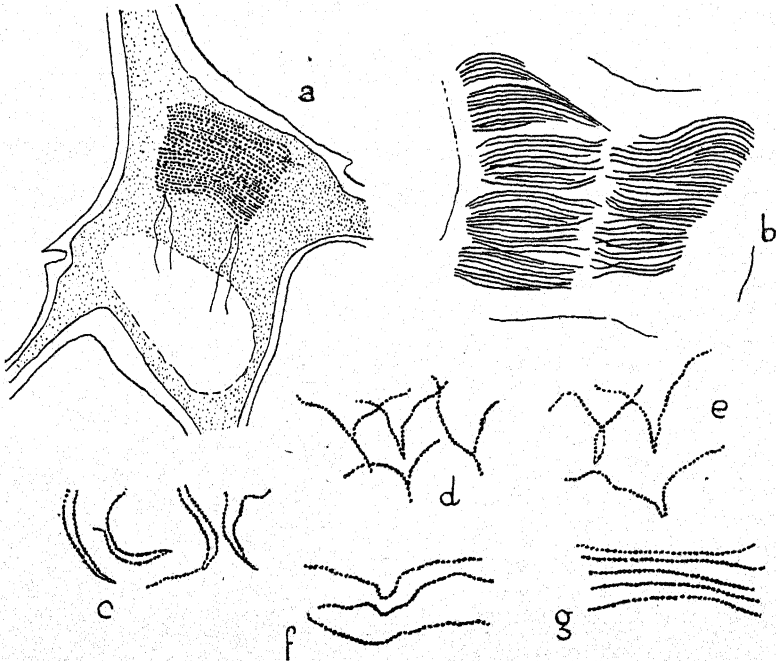


FIG. 60. — Mitose de *Ceratium hirundinella*, d'après HALL (1925) : a. Coupe passant par un noyau métaphasique. — b. noyau plus grossi, au stade suivant de près la métaphase. — c., d., e., f., g. Stades successifs de la division longitudinale des chromosomes (c) et du repliement des branches issues de cette division jusqu'à l'état correspondant à la métaphase (g).

(fig. 61) que CHATTON a fait connaître pour la première fois chez les Péridiniens parasites (*Syndinium*) dont nous parlerons plus loin.

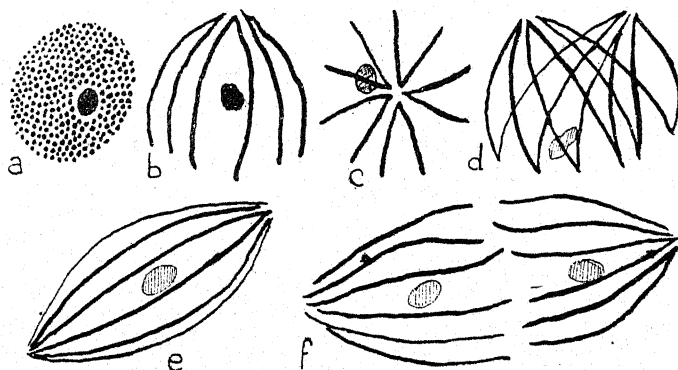


FIG. 61. — Figures 1/2 schématiques de la mitose syndinienne ; un peu simplifié, d'après CHATTON (1921) : a. noyau. — b., c., d. Stades de la prophase. — e. Métaphase. — f. Stade suivant immédiatement la métaphase.

Il se forme souvent des Kystes chez les *Ceratium* (fig. 56, d) : ils apparaissent à l'intérieur de la carapace, où le contenu se contracte et s'entoure d'une épaisse membrane. Ce sont donc des *Kystes endogènes*. Ils représentent des stades de repos et de conservation qui peuvent demeurer très longtemps

à l'état quiescent sans perdre la faculté germinative. Ainsi dans certains lacs (Zürich), HUBER et NIPKOV ont trouvé, dans la boue du fond, des Kystes de *C. hirundinella* âgés de plus de six années qui se sont montrés cependant capables de germer.

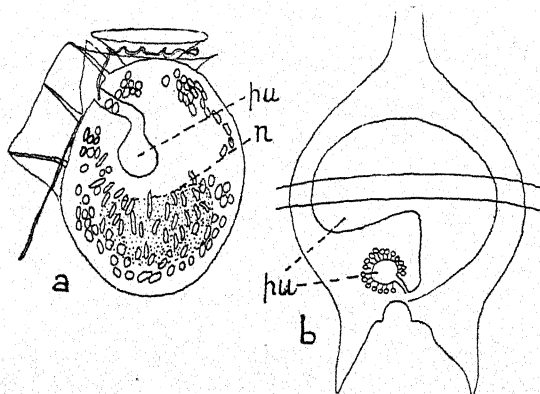


FIG. 62. — a. *Dinophysis ovum* Schütt.,  $\times 500$ . — b. *P. divergens* Ehr. var.,  $\times 500$ , d'après SCHÜTT : (pu) système des pusules ; (n) noyau.

Le genre *Dinophysis* (fig. 62) est le type d'un groupe dans lequel le sillon transversal sépare le corps en deux parties très inégales : l'épitheca se trouve ainsi très réduite. La cellule est

souvent comprimée latéralement et symétriquement par rapport à un plan passant par le sillon longitudinal. Les sillons sont souvent bordés de colerettes et d'ailes très développées qui peuvent être considérées comme des adaptations à la suspension dans l'eau. C'est ce qui se présente pour les curieux *Ornithocercus* et *Histioneis* si fréquents dans le plancton des

mers tropicales. Les *Triposolenia* aux formes bizarres ont été recueillis à d'assez grandes profondeurs dans le Pacifique. JÖRGENSEN en a signalé également dans la Méditerranée à une date plus récente.

A côté de la reproduction par scissiparité qui est le procédé le plus connu de multiplication chez les Dinoflagellés, on a observé chez quelques formes des cycles de développement plus compliqués. C'est ce qui a lieu chez le *Gymnodinium lunula* (fig. 63). Des Kystes sphériques donnent naissance à d'autres Kystes semi-lunaires ; dans ces Kystes en forme de croissants le

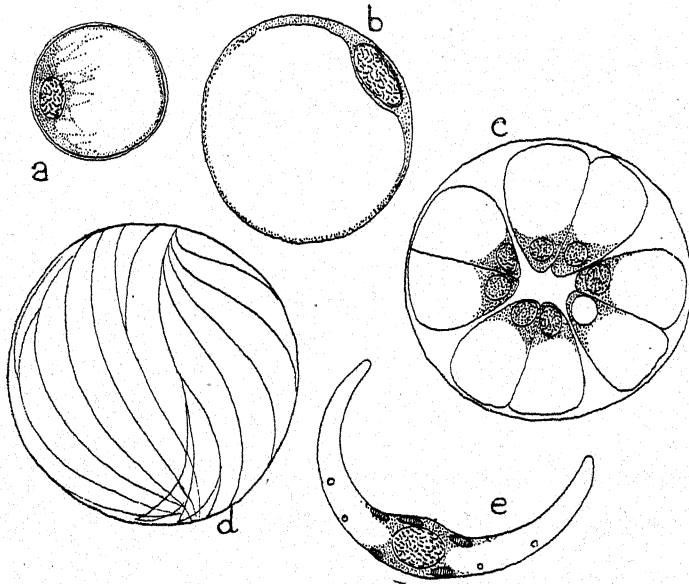


FIG. 63. — *Gymnodinium lunula*. Original : a., b. Kystes sphériques de tailles différentes. — c. Division dans un kyste sphérique. — d. Les divisions ont abouti à la formation de nombreux kystes semi-lunaires. — e. Kyste semi-lunaire isolé.

contenu se divise ordinairement pour donner huit individus ayant la structure d'un *Gymnodinium* et qui sont mobiles, une fois libérés.

Il existe encore chez les Dinoflagellés un genre qui possède une organisation coloniale permanente, toutefois celle-ci n'est pas réalisée par un assemblage de cellules, mais par un assemblage d'*énergides*, ce terme s'appliquant à l'ensemble d'un noyau et du cytoplasme qu'il tient sous son influence. Ce sont les curieux *Polykrikos* (fig. 64) qui se nourrissent, en ingérant des proies variées. A leur intérieur s'observent des *nématocystes* (fig. 64, C, D) ou organes urticants, comparables à ceux des Coelentérés, décrits particulièrement par CHATTON et par KOFROID. La présence d'un organe aussi différencié chez un Protiste est un fait très curieux. Les flagellums sont en con-

nexion très régulière avec les noyaux, à raison de deux couples de flagellums par noyau (CHATTON et WEILL, 1924) (fig. 64, B).

Chez d'autres genres (*Protopsis*, *Pouchetia*, *Erythropsis*) il existe des *ocelles* ou organes adaptés à la perception de la lumière, comprenant une sorte de lentille et une tache pigmentée ou *melanosome* (fig. 65, a, b).

Les *Noctiluques* (fig. 66) sont rattachés au groupe des Dinoflagellés, bien

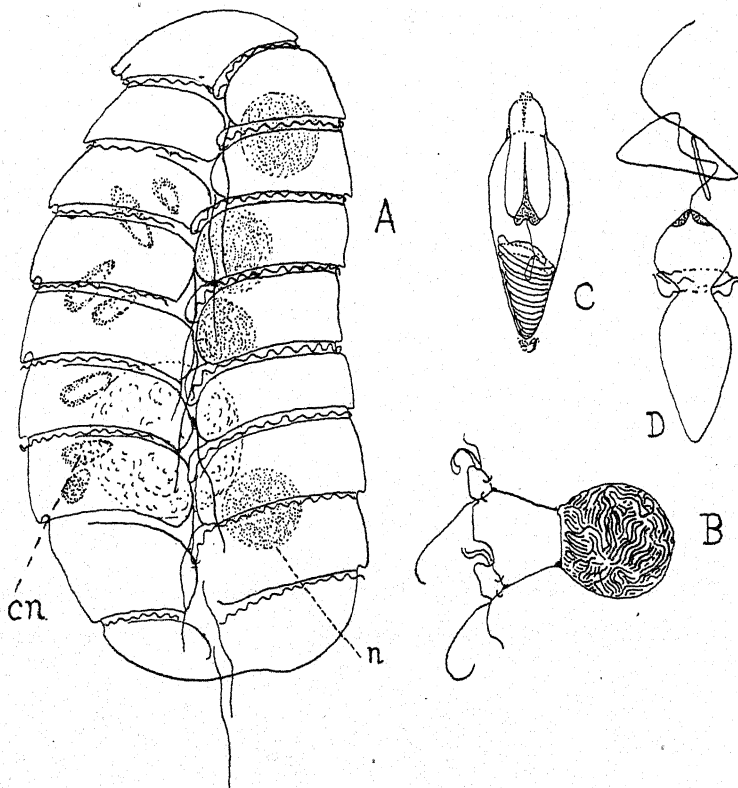


FIG. 64. — A. Individu octozoïde de *Polykrikos Schwartzii* (un peu déformé) d'après CHATTON (1914) : (cn) cnidocystes ; (n) noyau. — B. Insertion flagellaire,  $\times 1100$ , d'après CHATTON et WEILL (1924). — C. Cnidocyste complet (au repos), — D. Cnidocyste éclaté, d'après CHATTON (1914).

qu'ils soient plus voisins du Règne animal que du Règne végétal. Ce sont de petits organismes sphériques et incolores, visibles à l'œil nu, dont le diamètre atteint un ou deux millimètres. Ils sont bien connus pour causer la phosphorescence de la mer. La structure ne rappelle que de loin la disposition habituelle aux Dinoflagellés : on voit facilement un gros tentacule contractile, à la base duquel se trouve un très petit flagellum (fig. 66, ten.). La nutrition est purement animale : des proies variées sont capturées et introduites dans des vacuoles digestives, à l'intérieur du corps. La disposi-

tion gymnodinienne, obscurcie à l'état adulte, se retrouve dans les corps reproducteurs mobiles (fig. 66, c, d) qui présentent les deux sillons caractéristiques de la plupart des Dinoflagellés. Les Noctiluques sont parfois excessivement abondants et fréquents à la surface de la mer (mer du Nord, Pas-de-Calais, etc.).

Les *Polykrikos*, les *Pouchetia*, les *Erythropsis*, les *Noctiluques* sont dépourvus de carapaces : ils se rattachent donc aux *Gymnodinium*, qui nous ont servi de premier exemple, mais leur différenciation est extrême et ils doivent être regardés comme plus perfectionnés que bien des formes pourvues de carapaces.

L'examen de quelques Péridiniens parasites (fig. 67) nous montrera des

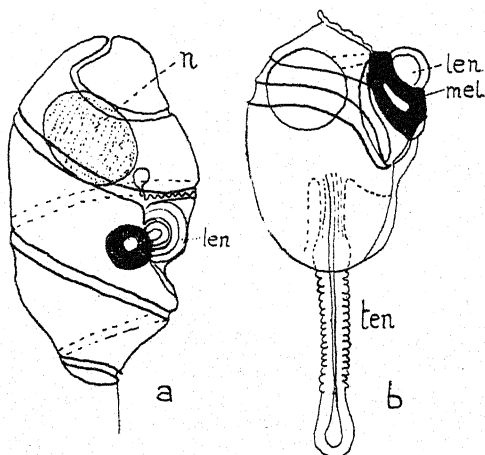


FIG. 65. — a. *Pouchetia violescens* Kof.,  $\times 450$ , d'après Koroïd (1921). — b. *Erythropsis Pavillardii* Kof., individu vu de côté avec le tentacule partiellement rétracté,  $\times 450$ , d'après Koroïd (1921) : (n) noyau ; (len) lentille ; (mel) mélanosome ; (ten) tentacule.

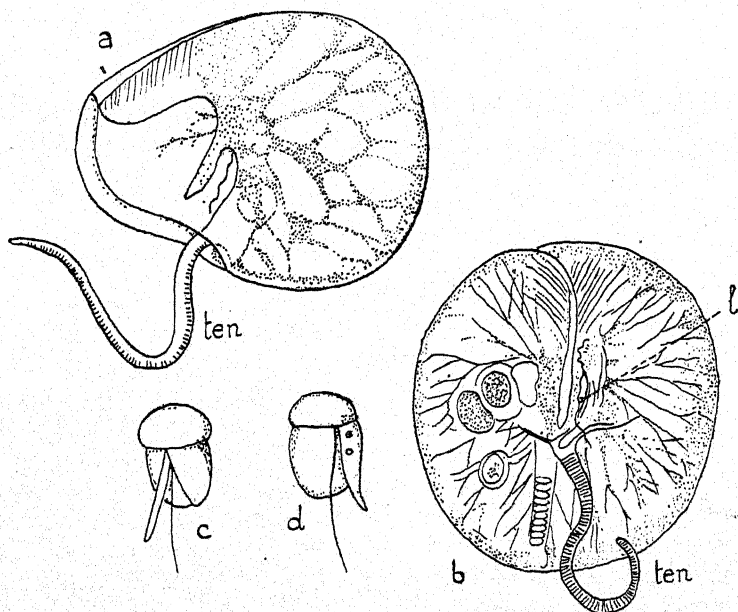


FIG. 66. — *Noctiluca scintillans* Macartney, tiré de Koroïd (1921) : a. Individu vu de profil,  $\times 100$ , d'après ALLMANN (1872). — b. Individu vu de face, d'après ROBIN (1878). — c., d. Zoospores, d'après CIENKOWSKY (1872) : (l) flagellum longitudinal ; (ten) tentacule.

adaptations nouvelles et les modifications introduites par un genre de vie très spécial. Ces Dinoflagellés parasites ne sont bien connus que depuis un petit nombre d'années. La plupart des formes ont été découvertes et décrites par E. CHATTON (1921).

Parmi elles il faut citer une famille spéciale, celle des *Blastodiniens* qui passent une partie de leur existence à l'état de parasites, principalement chez les Copépodes planctoniques.

Il existe une grande variété de ces Blastodiniens. Les uns sont parasites

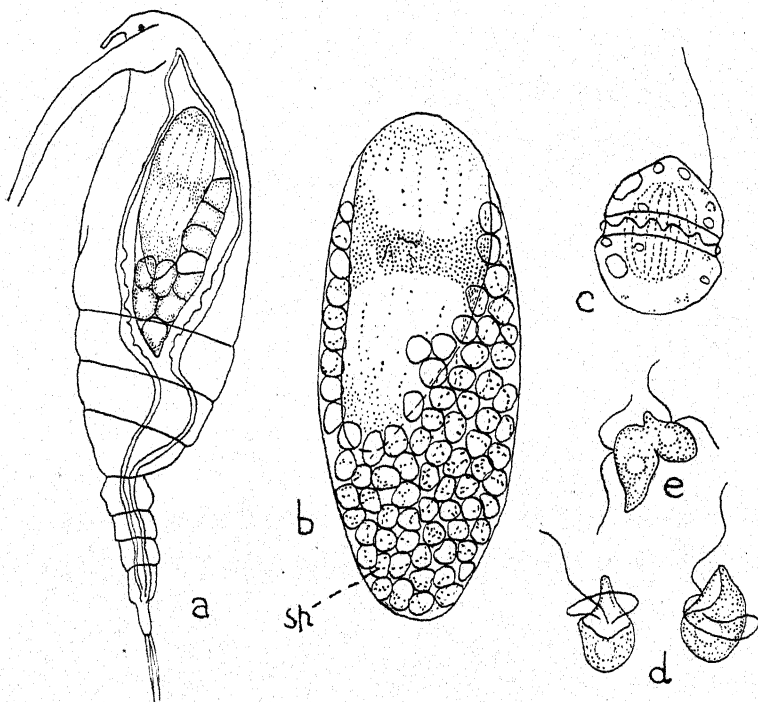


FIG. 67. — a. Copépode (*Paracalamus parvus*) parasité par un *Blastodinium crassum* logé dans l'estomac de son hôte,  $\times 135$ . — b. *Bl. Pruvoti* isolé montrant le trophocyte (tr) et les sporocytes (sp),  $\times 330$ . — c. Dinospore de *Bl. spinulosum*,  $\times 3150$ . — d., e. Gamètes et copulation de *Dubosquella*, d'après E. CHATTON (1919).

externes et sont fixés sur le tégument de leurs hôtes ; par exemple sur des Tuniciers pélagiques (*Oikopleura*) (*Salpa*) ; les autres sont parasites internes et se rencontrent à l'intérieur du tube digestif ou dans le coelome de Copépodes très divers (fig. 67, a). La vie parasitaire les a modifiés très profondément, surtout les parasites internes qui se nourrissent par la surface du corps aux dépens des liquides nourriciers de leurs hôtes. Le parasite forme dans ces conditions une sorte de sac allongé (*Blastodinium*) (fig. 67, b), ou bien il constitue une masse de structure plasmodiale (*Syndinium*). Chez le *Paradinium Poucheti*, il se constitue également un plasmode dans le coelome d'un

Copépode au moyen de cellules pourvues de pseudopodes qui s'unissent entre elles.

L'état du parasite à l'intérieur de l'hôte constitue un stade d'accroissement et de nutrition auquel succède la division du corps et la production de spores parfois très nombreuses. Les spores qui sont mises en liberté dans la mer présentent chez tous ces organismes une structure gymnodiniennne plus ou moins apparente avec deux flagellums (fig. 67, c) : ce sont des *dinospores*, et parfois des gamètes (*Dubosquella*) (fig. e, d). C'est grâce à la présence de ces spores et aussi en tenant compte de la structure cytologique que l'on peut ranger les Blastodiniens avec certitude parmi les Dinoflagellés.

Ajoutons que les Zooxanthelles qui vivent en symbiose à l'intérieur des Radiolaires planctoniques représentent, d'après HOVASSE, des stades de Dinoflagellés. CHATTON a montré d'autre part que les spores gymnodiniennes des Radiolaires appartiennent à des Péridiniens parasites et ne représentent pas des corps reproducteurs propres à ces Radiolaires. Un habitat inattendu est celui du *Nematodinium Perezi* qui vit dans le sang des Crabes (CHATTON et POISSON, 1930).

Les adaptations des Dinoflagellés sont donc extrêmement variées, mais c'est la vie planctonique qui est la condition la plus fréquente de l'habitat : la grande masse du phytoplancton marin se partage en effet entre les Dinoflagellés et les Diatomées (1). Ce sont deux groupes qui jouent un grand rôle, en tant que nourriture pour les animaux planctoniques ; ainsi les Copépodes et même des Poissons comme la Sardine peuvent, au moins à l'état de jeunes larves, faire largement appel à une nourriture végétale composée principalement de Péridiniens et de Diatomées. Il est donc certain que les Péridiniens, par suite de leur nombre et de leur faculté de multiplication, représentent un chaînon important dans le cycle de la matière organique des océans, mais les Diatomées l'emportent de beaucoup sur eux, au point de vue de la fixation du carbone à partir des éléments.

Comme le lecteur a pu s'en rendre compte, nous avons décrit les principaux types d'organisation chez les Péridiniens sans nous préoccuper de l'ordre systématique. Les points de vue du biologiste et du systématicien ne s'accordent pas toujours. Le premier découvre souvent des formes qui trouvent difficilement une place dans les cadres systématiques adoptés jusque-là. Il en est ainsi pour certains genres très particuliers comme les *Dinothrix* (fig. 68), à structure filamenteuse, qui ne révèlent leur nature péridinienne que par leur spores gymnodiniennes. Que dire encore des *Dinamoebidium* (fig. 69) dont une partie du cycle évolutif se passe à l'état d'amibe libre (PASCHER, 1925) !

Enfin les Blastodiniens parasites sont, devant nos yeux, comme des expériences toutes faites qui nous montrent les voies de l'évolution et de la transformation des organismes.

1. L'importance du nanoplancton, formé surtout de Flagellés comme les Cocolithinées, est difficile à définir par rapport aux groupes précédents.

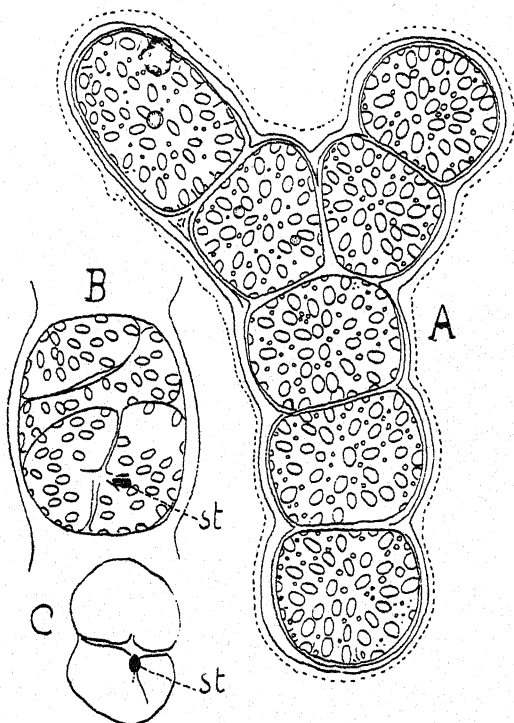


FIG. 68. — *Dinothrix paradoxa*, d'après PASCHER (1927) : A. Thalle filamenteux. — B. Division d'une cellule en deux dinospores. — C. Dinospore : (st) stigma.

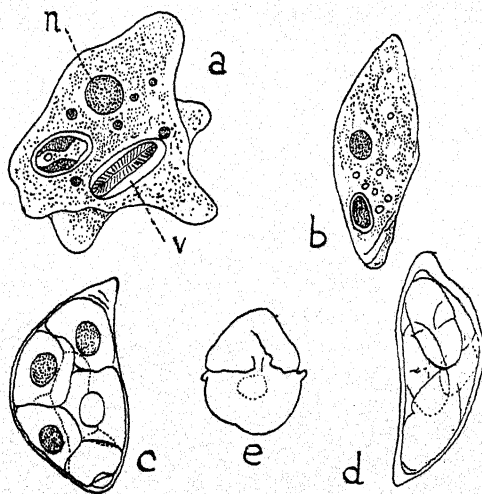


FIG. 69. — *Dinamoebidium* : a. Stade d'amibe libre : (n) noyau, (v) vacuole alimentaire. — b. Début de l'enkystement. — c., d. Kyste dont le contenu est divisé en spores. — e. Dinospore, d'après PASCHER (1918).

## CLASSIFICATION.

La découverte de nombreuses formes nouvelles dans les années récentes, rend le classement des Dinophycées très difficile à l'heure actuelle. L'exposé d'une classification méthodique des Dinophycées sortirait d'ailleurs du cadre de cet ouvrage. Nous rappellerons que, d'après PASCHER (1927), il serait possible de distinguer des séries telles que les *Dinotrichales* (formes filamenteuses, très rares), les *Dinococcales* (formes protococcoïdes) (fig. 70),

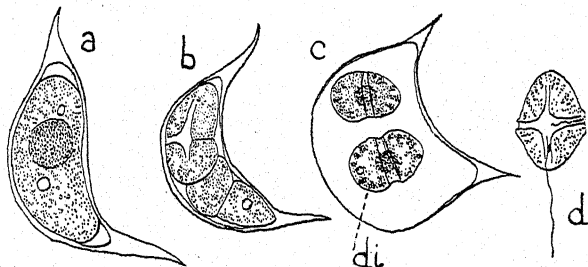


FIG. 70. — *Cystodinium Steinii* Klebs. Dinococcale produisant des zoospores (dinospores) : a. Etat végétatif. — b., c., d. Formation des dinospores : (di) dinospore  $\times 430$ , d'après KLEBS (1912) et PASCHER (1918).

les *Dinocapsales* (formes tétrasporoides), etc. Les formes les plus communes et les plus nombreuses sont celles où prédomine l'état flagellé ; ce sont les *Dinomonadales*. Ce mode de classement a l'avantage, comme on le voit, de mettre en évidence le parallélisme avec les *Chrysophycées* et les *Hétérokontées* fondé sur l'existence des mêmes types végétatifs. Cependant, où doit-on placer les Péridiniens parasites ?

LINDEMANN (1928) qui a présenté le tableau d'ensemble, sans doute le plus récent, de la classification des Dinophycées, ne compte pas moins de 6 classes et de 15 familles. On peut juger par là de l'ampleur et de la variété du groupement des Dinophycées.

## BIBLIOGRAPHIE

- BACHRACH (E.) et LEFÈVRE (M.). — Recherches sur la culture des Péridiniens (*Rev. Algol.*, V, p. 55, 1931).
- BÖHM (A.). — Die adriatischen Ceratien (*Botan. Arch.* Bd. 31, Heft 3-4, 1931).
- CHATTON (E.). — Les Péridiniens parasites (*Arch. de Zool. exp. et génér.*, t. 59, p. 1-475, 1920).
- CHATTON (E.) et POISSON (R.). — Sur l'existence dans le sang des crabes de Péridiniens parasites (*C. R. soc. Biol.*, CV, n° 32, p. 553, 1930).
- CHATTON et WEIL (R.). — Sur l'appareil flagellaire des Péridiniens et en particulier du *Polykrikos Schwartzii* et ses relations avec l'appareil nucléaire (*C. R. Soc. Biol.*, t. 91, p. 580, 1924).

- CONRAD (W.). — Recherches sur les Flagellates de nos eaux saumâtres 1<sup>e</sup> P. Dinoflagellates (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 55, p. 63, 1926).
- DANGEARD (P.-A.). — La nutrition animale des Péridiniens (*Le Botaniste*, 1892).
- DANGEARD (Pierre). — Coloration vitale de l'appareil vacuolaire chez les Péridiniens marins (*Comptes rendus Ac. Sc. Paris*, t. 177, 1923).
- Notes sur la variation dans le genre *Peridinium* (*Bull. Inst. Océan.*, 507, 1927).
  - Phytoplankton de la croisière du Sylvana (*Ann. Inst. Océanogr. N. S.*, t. IV, fasc. VIII, p. 287-403, 54 fig., 1927).
- ENTZ (G.). — Über die mitotische Teilung von *Ceratium hirundinella* (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 43, 1921, p. 415).
- Zur Morphologie u. Biologie von *Peridinium Borgei* (*Arch. f. Protistenk.*, 56, 1926).
  - Beiträge zur Kenntniss der Peridineen (Morphologie, Variation, Biologie) (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 58, p. 344-440, 1927).
  - Bau und Tätigkeit der Geisseln der Peridineen (*Ann. de Protistol.*, vol. 1, fasc. 2-3, p. 75, 1928).
- FAURÉ-FRÉMIET (E.). — « *Erythroopsis agilis* » Hertwig. (*Arch. f. Protistenk.*, p. 24-46, 1919).
- HALL (R. P.). — Binary fission in *Oxyrrhis marina* Duj. (*Univ. of Calif. Publ. in Zool.*, vol. 26, pp. 281-324, pl. 26-30, 7 fig., 1925).
- Mitosis in *Ceratium hirundinella* O. F. M. with notes on nuclear phenomena in encysted forms (*Ibid.*, vol. 28, pp. 29-64, pl. 5-9, 5 fig., 1925).
- HOFKER (J.). — Über *Noctiluca scintillans* Macartney (*Arch. f. Protistenk.*, 71, p. 57, 1930).
- HOVASSE (R.). — Les Péridiniens intracellulaires — Zooxanthelles et *Syndinium* — chez les Radiolaires coloniaux (*Bull. Soc. Zool. Fr. Paris*, t. 48, 1923).
- HUBER (G.) et NIKOV (Fr.). — Experimentelle Untersuchungen über Entw. und Formbildung von *Ceratium hirundinella* (*Flora oder allgem. Botan. Zeit. N. F.*, XVI, p. 114-215, 1923).
- JOLLOS. — Dinoflagellatenstudien (*Arch. f. Protistenk.*, 19, p. 178-206, 1910).
- JORGENSEN (E.). — Mediterranean Ceratia (*Rep. on the danisch Ocean. Exped.*, 1920).
- KLEBS (G.). — Über Flagellaten u. Algen-ähnliche Peridineen (*Verh. Naturhist. Heidelb., N. F.*, Bd. II, 1912).
- KOFOID (C. A.). — A new morphological interpretation of *Noctiluca*. (*Univers. of California, Public in Zool.*, 1920).
- KOFOID (C. A.) and SWEZY. — The free-living unarmoured Dinoflagellata (*Mem. of the Univers. of California*, V, 1921).
- LAUTERBORN (R.). — Kern und Zellteilung bei *Ceratium hirundinella*, 1898.
- LEBOUR (M.). — The Dinoflagellates of Northern Seas (Plymouth, 1925).
- LEFÈVRE (M.). — Contribution à la flore des Péridiniens de France (*Rev. Algol.*, II, nos 3-4, 1925).
- Monographie des espèces d'eau douce du genre *Péridinium* (*Archives de Bot.*, 210 p., 6 pl., 1932).
- LINDEMANN (E.). — Peridinales (*Engler u. Prantl. Naturl. Pfl. fam.*, 2<sup>e</sup> édit. Leipzig, 1928).
- Experimentelle Studien über die Fortpflanzungserscheinungen der Süs-

- wasserperidineen auf Grund von Reinkulturen (*Arch. f. Protistenk.*, 68, p. 1-105, 1929).
- MANGIN (L.). — Modifications de la cuirasse chez quelques Péridiniens (*Intern. Rev. Hydrob.*, Bd. IV, 1911).
- PASCHER (A.). — Über eine neue Amöbe (*Dinamöba varians*) mit dinoflagellatenartigen Schärmern (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 36, 1925).
- Die braune Algenreihe aus der Verwandtschaft der Dinoflagellaten (Dinophyceen) (*Arch. f. Protistenk.*, 58, p. 1, 1927).
- Von einer neuen Dinococcale (*Cystodinium phaseolus*) mit zwei verschiedenen Schwärmertypen (*Arch. f. Protistenk.*, 63, p. 241, 1928).
- PAVILLARD (J.). — Recherches sur les Péridiniens du golfe du Lion (*Trav. Inst. Botan. Univ. Montpellier*, mém. n° 4, 1916).
- *Prorotiluca* et *Noctiluca* (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 4<sup>e</sup> S., t. XXII, 1922).
- SCHILLER (Jos.). — Die planktonischen Vegetationen des adriatischen Meeres. C. *Dinoflagellata*, I. Adiniferidea; Dinophysidaceae (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 61, 1928).
- *Ibid.* C. *Dinoflagellata*. Systematischer Teil. 2 Teil. Gymnodiniales (mit 37 fig. u. T. 5). Bd. 62, 1928, p. 119.
- SCHILLING (J. A.). — Dinoflagellatae (Péridineae) Heft 3. Die Süßwasserflora Deutschlands und... (Iena, 1913).
- WOLOSZINSKA (J.). — New species of Peridineae, with remarks on the structure of the outer membrane in *Gymnodinium* and *Glenodinium* (*Bull. acad. Sc. de Cracovie*, Série B, 1917).
-

## CHAPITRE VI

# BACILLARIOPHYCÉES

---

### BACILLARIALES (Diatomées).

#### CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

Les Diatomées constituent un groupe important d'Algues microscopiques, à chromatophores jaune-brun, vivant le plus souvent à l'état de cellules isolées, renfermées dans une carapace siliceuse. Elles sont extrêmement nombreuses et variées de formes et il en existe des milliers d'espèces, tant actuelles que fossiles : le seul genre *Navicula* comporte plus de mille espèces, les unes marines, les autres d'eau douce.

L'élément le plus caractéristique des Diatomées est, sans contredit, la carapace que l'on nomme souvent *frustule*. Beaucoup d'espèces sont décrites seulement par les caractères de la carapace. Le frustule est formé de silice, superposée ou associée à une matière organique principalement constituée de composés pectiques, mais la silice est si abondante d'ordinaire qu'on peut calciner une Diatomée, ou la soumettre à un traitement par la potasse et retrouver intacte la carapace, du moins chez la plupart des formes.

Chez beaucoup de Diatomées planctoniques, comme les *Guinardia* et certains *Rhizosolenia*, la membrane est très faiblement silicifiée, aussi les parois cellulaires peuvent-elles se déformer facilement. D'autre part, dans certaines conditions de culture, la silice peut disparaître totalement de la membrane de certaines Diatomées (BACHRACH et LEFÈVRE). La formation de la silice est donc sous la dépendance des facteurs externes.

L'enveloppe des Diatomées est dépourvue de cellulose et elle contient le corps cellulaire qui comprend du protoplasme et un noyau (fig. 73, a).

Prenons comme exemple une Navicule connue sous le nom de *Pinnularia viridis* (fig. 71, a, b), Diatomée fréquente dans l'eau douce : la carapace est allongée et se compose de deux valves qui s'emboîtent l'une dans l'autre (fig. a, c). Deux figures sont surtout utiles pour faire connaître la disposition des valves : l'une est la vue valvaire, l'autre la vue connective. La première montre la valve vue de face, l'autre les valves vues de profil avec la région d'emboîtement. Il y a donc une sorte de boîte ou *hypovalve* et une sorte de couvercle ou *épivalve*.

L'une quelconque des valves vue de face montre son contour ellipsoïdal et sa forme symétrique par rapport à une ligne longitudinale médiane ; deux nodules terminaux et un nodule central apparaissent réunis par une fente un peu sinueuse qu'on appelle le *raphé* (fig. b, r).

De profil nous voyons que les valves sont légèrement incurvées sur leurs bords et réunies entre elles par deux régions qui s'appliquent l'une contre l'autre, les bandes *connectives* (fig. c, bc). Ces bandes de réunion, dont l'une est externe et soudée à l'épivalve, l'autre interne et soudée à l'hypovalve, forment ce qu'on appelle quelquefois, la *ceinture*. Les nodules vus en coupe se présentent comme des épaisissements internes de la paroi valvaire.

Les valves sont ornementées : il existe sur chaque valve des lignes parallèles disposées côte à côte. A un fort grossissement ces lignes se décomposent en des rangées de points. La délicatesse des stries et des ponctuations présentées par les carapaces de certaines Diatomées les font employer pour apprécier le pouvoir séparateur des microscopes (tests-objets) (fig. 72).

Pour se rendre compte de ce que représente le raphé, il faut examiner une coupe transversale (fig. c). On voit que le raphé est une fente complète dans la paroi de la carapace et ce raphé, au moins à certains niveaux, met directement le protoplasme en relation avec l'extérieur (1).

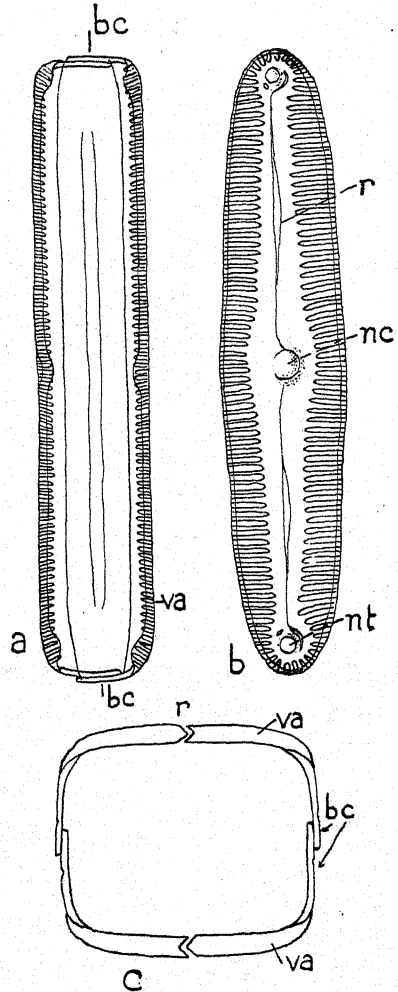


FIG. 71. — *Pinnularia viridis* Ehr. Carapace, d'après PFITZER, tiré d'OLTMANN'S (1922) : a. vue connective ; b. vue valvaire ; C. coupe transversale : (va) valve ; (r) raphé, (bc) bandes connectives, (nc) nodule central ; (nt) nodule terminal.

1. D'après certains auteurs la carapace siliceuse serait doublée vers l'intérieur d'une membrane pectique ; il est donc vraisemblable que cette membrane, empêche une communication directe du protoplasme avec l'extérieur, sauf peut-être en certains points.

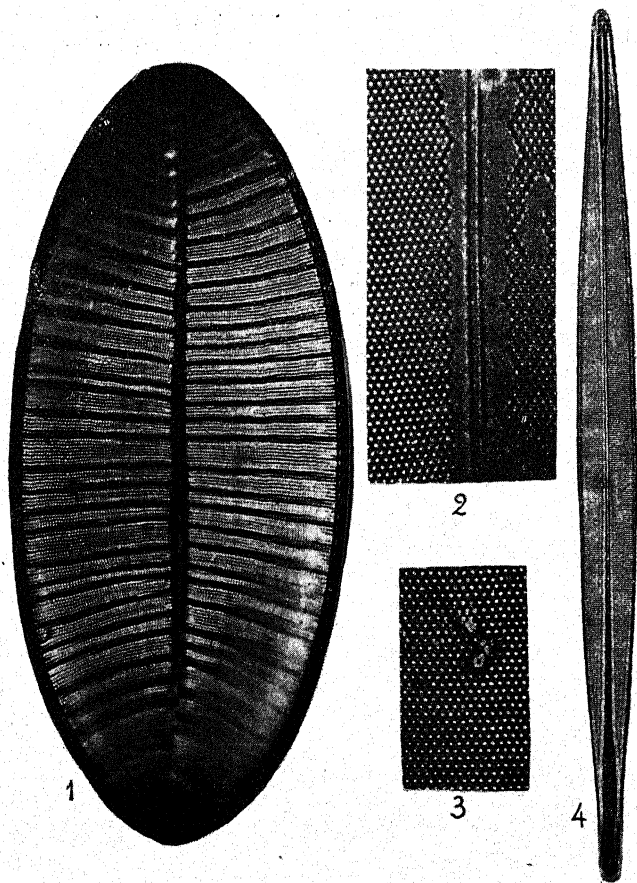


FIG. 72. — Diatomées employées comme Tests: 1. *Surirella gemma* Ehr. (Photo Lemardeley); 2, 3. *Pleurosigma angulatum* Ehr. (la fig. 2 représente le raphé, la fig. 3 une autre partie de la valve); 4. *Amphipleura pelucida* Kütz. (Phot. Leitz) tiré de Deflandre. Microscopie pratique.

#### ORGANISATION INTERNE.

L'organisation interne montre l'existence de deux chromatophores bruns en forme de bandes, allongés dans la longueur de la cellule (fig. 73, *a*), un noyau central, deux grande vacuoles principales disposées symétriquement par rapport au noyau. Les enclaves du protoplasme sont principalement des globules de corps gras et des grains de *volutine*; l'amidon fait défaut.

Pour compléter cette description, nous ajouterons que, chez beaucoup de Diatomées, la carapace est percée de pores distincts servant à la sécrétion d'une matière mucilagineuse. Les chromatophores (*endochrome* des Diatomistes) affectent des formes variées : souvent rubanés ou discoïdes (fig. *d*), ils peuvent être plus ou moins découpés et même ramifiés ; un ou

plusieurs pyrénoides sont souvent présents. On connaît quelques exemples de Diatomées incolores (*Nitzschia putrida* du golfe de Kiel), qui seraient dépourvues de chromatophores.

La structure fine du protoplasme des Diatomées est encore peu connue ; des chondriosomes filamenteux ont été décrits chez des Naviculées indéterminées (GUILLIERMOND, 1924) et ils ont été observés plus récemment chez plusieurs espèces de Diatomées planctoniques et benthiques, où ils sont accompagnés de minuscules *granula* (fig. 353). (Pierre DANGEARD, 1930). Grâce à la présence de ces éléments, les mouvements du protoplasme et les courants dont il est le siège peuvent être facilement suivis chez les *Rhizolenia* du plancton : ces courants sont assez intenses parfois pour

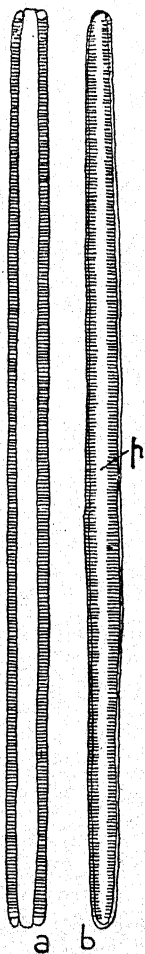


FIG. 74. — *Synedra Gaillonii* var. *elongata*, d'après H. et M. PERAGALLO : a. vue connective ; b. vue valvaire ; p. pseudo-raphé

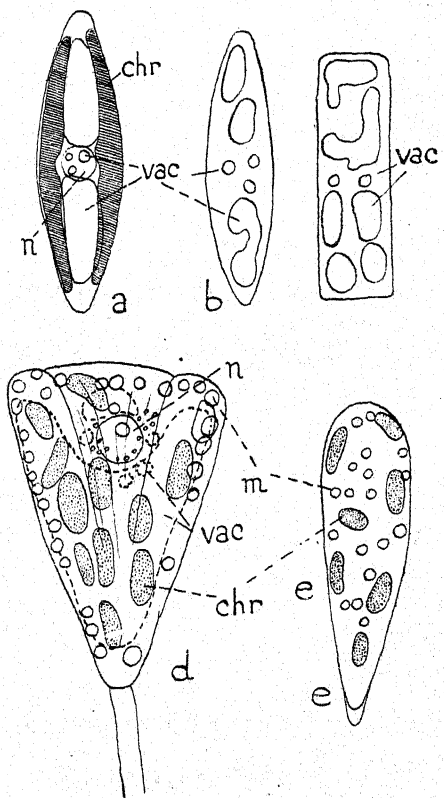


FIG. 73. — a., b., c. *Navicula* montrant les chromatophores (chr), les vacuoles (vac), le noyau (n). — d. *Licmophora* montrant l'organisation interne, les vacuoles (vac) sont délimitées par un contour pointillé ; (m) produits du métabolisme. — e. Cellule vue de profil. Original.

déplacer les chromatophores (fig. 353, p. 367). On possède donc avec les *Rhizolenia* un nouvel exemple, très favorable à l'étude du dynamisme cellulaire.

Chez plusieurs Diatomées à valves allongées, comme les *Synedra* (fig. 74) et les *Fragilaria*, la carapace porte deux systèmes de stries parallèles, séparées par une aire linéaire lisse qu'on appelle le *pseudo-raphé* (fig. 74, p) ; il n'y a pas alors de fente comme pour le vrai raphé.

Beaucoup de Diatomées ont, comme les *Navicula*, *Pinnularia*, *Fragilaria*, des valves allongées, ordinairement symétriques par rapport à un plan sagittal passant par le raphé ou le pseudo-raphé : ce sont

les *Pennées* (fig. 75). D'autres possèdent une symétrie radiaire : elles sont symétriques par rapport à un axe central. Vue de face, la valve est le plus souvent de contour circulaire et l'ornementation se compose fréquemment de stries radiaires, ou d'alignements de granules disposés suivant le rayon

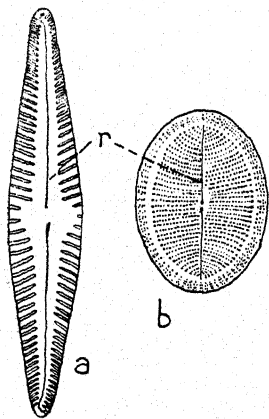


FIG. 75. — Types de Diatomées Pennées, d'après H. et M. PERAGALLO :  
a. *Navicula pennata*,  $\times$  540 ; (r) raphé. — b. *Cocconeis scutellum*.

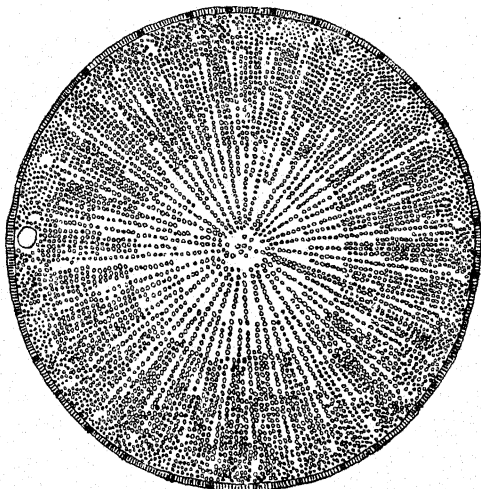


FIG. 76. — Type de Diatomée Centrique ;  
*Actinocyclus Ralfsii* Sm., d'après H. et M. PERAGALLO.

(*Melosira*, *Coscinodiscus*, *Actinocyclus*, *Cyclotella* : ce sont les *Centriques* (fig. 76). Il faut ajouter que les symétries envisagées ne valent que pour les types principaux et qu'il y a de nombreuses dérogations dues à la courbure des valves, au déplacement du raphé et à la forme spéciale des valves chez certaines Diatomées centriques.

#### MOTILITÉ.

Un assez grand nombre de Diatomées sont susceptibles de se déplacer plus ou moins rapidement. Il semble tout d'abord que la plupart des formes libres aient le pouvoir d'effectuer de faibles mouvements sous l'influence de la lumière ; mais cette faculté n'est très développée que chez certaines espèces comme les *Navicules* et les *Nitzschia*. La Diatomée se meut par une sorte de mouvement de glissement, dans le sens de sa plus grande longueur et tantôt dans un sens, tantôt dans un autre ; autant qu'on sache, le déplacement ne peut avoir lieu qu'à la surface et au contact d'un corps solide. Aucun organe spécial de locomotion n'a été observé avec certitude.

De nombreuses hypothèses ont été émises pour expliquer le mouvement des Diatomées. On a invoqué la sécrétion de mucus au dehors, mais cette

explication ne peut pas s'appliquer aux Diatomées les plus rapides, dont le mouvement exigerait une sécrétion considérable de mucus, difficile à admettre. Il paraît plus probable que le mouvement est lié en quelque façon aux relations qui peuvent s'établir au niveau du raphé entre le protoplasme et le milieu extérieur, par exemple aux mouvements protoplasmiques qui engendreraient un courant d'eau parcourant les canaux du raphé d'avant en arrière.

En fait, seules les Diatomées à raphé véritable sont activement mobiles (1) et les Centriques, qui n'ont pas de raphé, ne sont pas mobiles, ou présentent seulement d'une façon exceptionnelle des mouvements de gyration (BERGON). Nous avons pu constater, dans une préparation où des Navicules se déplaçaient, que le mouvement s'arrêtait lorsque, par un choc sur la lamelle, nous faisons basculer la Diatomée de telle sorte que le raphé cessait d'être en contact avec un corps solide ; le mouvement reprenait au contraire à la suite d'un nouveau choc ramenant la cellule dans la première position.

Enfin l'existence de cils protoplasmiques très fins en vibration le long du raphé a été soutenue encore récemment par plusieurs observateurs (ELLIOT MERLIN, COLES).

Chez une Diatomée marine, le *Bacillaria paradoxa*, un mouvement particulier s'observe sur des chaînes d'individus réunis entre eux par un peu de mucilage : les carapaces glissent constamment les unes sur les autres dans un mouvement de va-et-vient très irrégulier, ce qui fait prendre à l'ensemble de la colonie une infinité de dispositions. L'observation de ces mouvements est certainement l'un des spectacles microscopiques les plus surprenants que l'on puisse voir. On a l'impression d'une sorte de mouvement perpétuel, de cellules agglutinées ensemble qui tenteraient vainement de se désunir.

#### MULTIPLICATION, AUXOSPORULATION.

La multiplication des Diatomées a lieu par division binaire (scissiparité). Lorsqu'une Diatomée s'est accrue suffisamment, les deux valves s'écartent légèrement l'une de l'autre, puis la division commence par une mitose qui sépare le noyau en deux noyaux-fils (fig. 77). Entre ces deux noyaux apparaît une cloison qui s'organise pour donner les deux nouvelles valves des cellules-filles. La séparation a lieu ensuite.

Des deux cellules formées, l'une est plus petite que l'autre, en effet les nouvelles valves apparaissent toujours dans l'intérieur des anciennes. Il résulte aussi de ce mode de division que, chez une Diatomée quelconque, l'une des valves, la plus petite ou hypovalve, est plus jeune que l'autre ;

1. Il convient de signaler toutefois que des Diatomées privées de leur carapace à la suite de culture dans différents milieux ont conservé leur motilité (BACHRACH et LEFÈVRE) ; la présence de valves n'est donc pas indispensable à la locomotion. D'ailleurs, certaines spores de Floridées, les *Porphyridium*, les Oscillaires, n'ont pas de valves et se déplacent pourtant.

elle pourra donc, au début tout au moins, présenter une ornementation moins accentuée.

Les divisions successives se suivant rapidement, il va se produire une diminution de la taille des individus qui vont sans cesse en se réduisant. Cette cause de dégénérescence est évitée par l'intervention d'un mode de reproduction spécial aux Diatomées, la formation d'*auxospores*, appelée encore *auxosporulation*.

Ce phénomène consiste essentiellement en ce que le protoplasme abandonne l'ancienne carapace devenue trop petite, s'accroît rapidement d'une façon considérable et reforme une carapace plus grande.

L'auxosporulation est, comme nous l'avons vu, une nécessité due au mode de division et au fait que la carapace siliceuse et rigide ne s'accroît plus à partir du moment où elle a pris sa consistance normale. Cependant il faut noter que la formation d'auxospores est rare chez certaines formes. Ainsi on a pu cultiver certaines espèces de *Nitzschia* pendant plusieurs années sans voir se former d'auxospores et sans qu'il se soit produit une réduction sensible de la taille des individus. Ce fait prouve que la carapace est susceptible de s'accroître après la division, de façon à reprendre la taille caractéristique de l'espèce.

La réduction de la taille n'a donc pas toujours lieu chez les Diatomées d'une manière fatale à la suite des divisions successives ; de nouveaux arguments ont été apportés récemment en faveur de cette opinion par GEMEINHARDT (1928) qui observe une croissance secondaire de la carapace, chez les *Synedra* en particulier. GEITLER note l'absence d'auxosporulation chez les *Diatoma vulgare* et *hiemale* (1927). Chez l'*Eunotia pectinalis* var. *minor*, la division végétative produit des cellules-filles dont les valves ont la même taille que celles de la cellule-mère : il n'y a donc pas diminution et la formation d'auxospores ne s'observe pas (GEITLER, 1930). D'une façon générale la formation d'auxos-

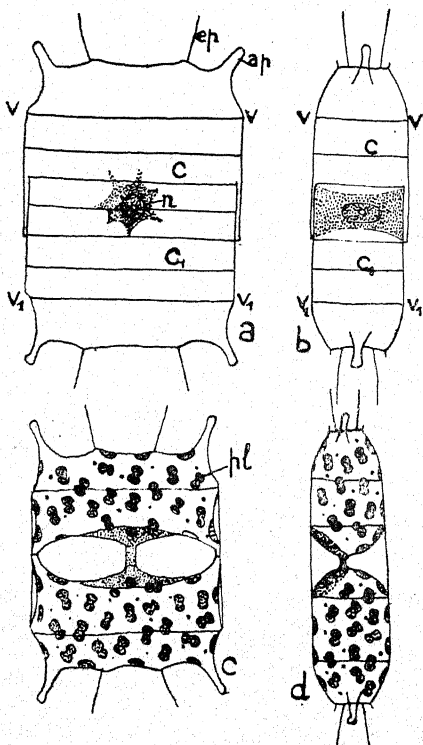


Fig. 77. — *Biddulphia mobiliensis* Bailey d'après BERGON (1907),  $\times 320$  : a. vue latérale de la cellule ; (n) noyau ; (v et  $v_1$ ) valves. — b. vue de la cellule de profil ; mêmes lettres que plus haut. — c., d. division cellulaire de face (à gauche) et de profil (à droite) ; les plastides ont été figurés.

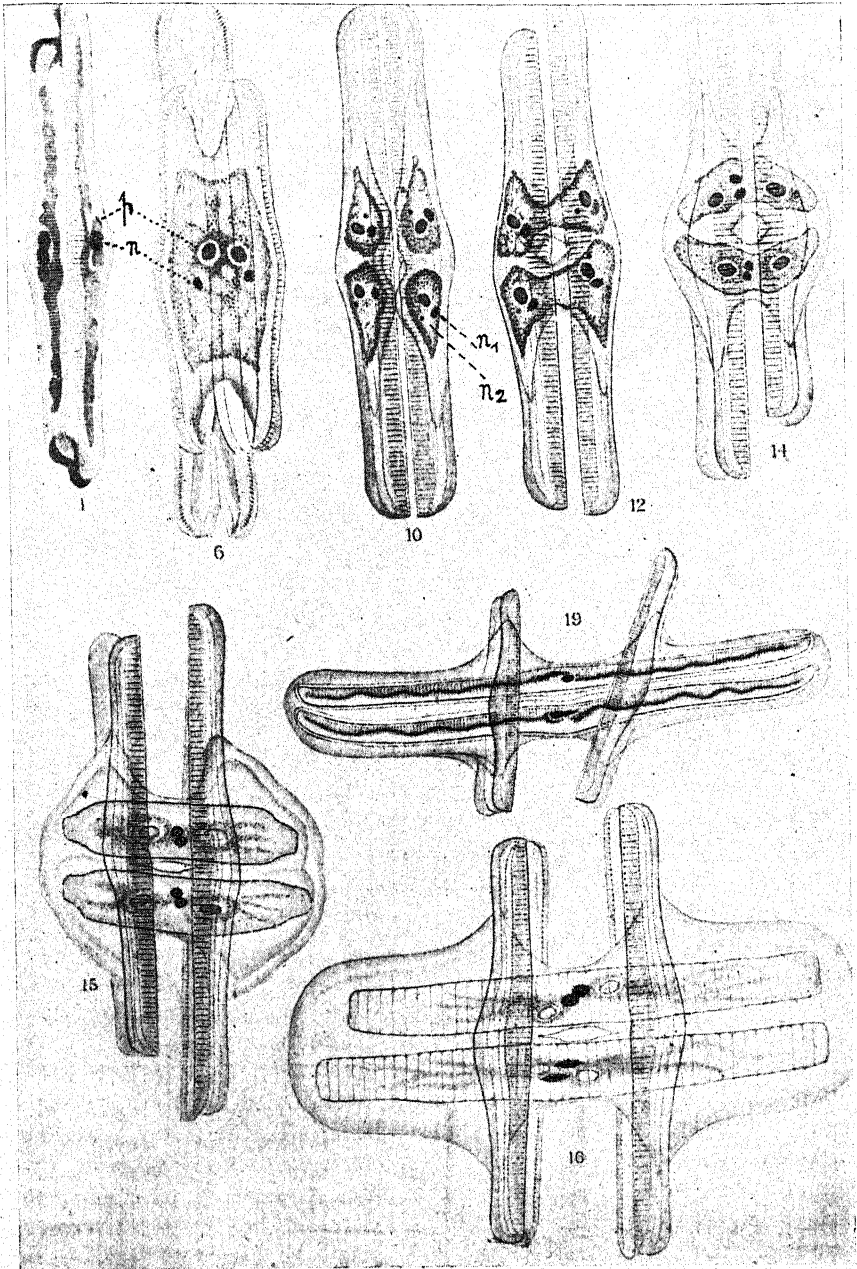


Fig. 78. — Auxosporulation chez le *Rhopalodia gibba*, d'après KLEBAHN (1896). (p) pyrénoides ; (n) noyau ; (n<sub>1</sub>) noyau durable ; (n<sub>2</sub>) noyau en voie de disparition. — 1. Début de la copulation, vue valvaire de deux cellules contenant chacune encore un seul noyau. — 6. Vue connective d'un stade plus avancé (le protoplasme d'un seul gamète a été figuré avec maintenant 2 noyaux). — 10. Division des masses protoplasmiques. — 12. Fusion deux à deux des masses protoplasmiques. — 14. Fusion achevée. — 15. Début de la formation des auxospores (dans chacune d'entre elles les noyaux sexuels non encore fusionnés). — 16. Les deux auxospores en voie de développement, disposées en croix par rapport aux

pores est un phénomène beaucoup trop rare pour que son rôle soit aussi indispensable qu'on l'a cru autrefois.

La formation des auxospores a lieu aussi bien chez les Pennées que chez les Centriques. Seulement, chez les premières, elle est toujours précédée ou accompagnée d'un acte sexuel, d'une véritable conjugaison. Chez *Rhopalodia gibba* (fig. 7) les détails en sont connus (KLEBAHN, 1896). Deux Diatomées légèrement inégales s'accolent l'une à l'autre et se réunissent dans une gelée commune; puis les valves se déboîtent, en même temps que les masses protoplasmiques cellulaires se dégagent des carapaces et deviennent libres. Dans chacune des masses deux divisions du noyau interviennent d'où résultent quatre noyaux, mais deux d'entre eux dégénèrent rapidement. Il reste donc en présence deux noyaux sexuels de chaque côté et, après division des protoplasmes qui les contiennent, deux gamètes se trouvent formés de part et d'autre. Après fusion des gamètes par paires, deux zygotes sont donc formés. Après cette fécondation, la masse protoplasmique des zygotes s'accroît beaucoup et s'entoure finalement d'une nouvelle carapace qui est bien plus grande que les valves primitives et orientée perpendiculairement par rapport à elles. On voit donc que l'auxosporulation n'est pas en elle-même un acte sexuel, mais que, chez le *Rhopalodia* et les autres Diatomées Pennées, elle succède immédiatement à l'acte sexuel, c'est-à-dire à la conjugaison.

Il y a réduction chromatique au cours des deux divisions qui précèdent la conjugaison, de sorte que la phase haploïde est de très courte durée. C'est pourquoi les Diatomées Pennées dont le cycle presque entier du développement se poursuit avec le nombre de chromosomes diploïdes, doivent être rangées parmi les *haplobiontes diploïdes* (voir à ce sujet, p. 422).

Chez d'autres Diatomées, telles que les *Surirella* et les *Achnanthes*, après les deux divisions nucléaires, un seul noyau persiste, tandis que les trois autres disparaissent: il n'y a donc que deux gamètes en présence et une seule zygote prend naissance, par conséquent une seule auxospore est formée (fig. 79, 2).

Il paraît certain que des auxospores peuvent se former également sans conjugaison préalable des gamètes, de sorte qu'on a affaire à des cas d'*apogamie* (*Cocconeis placentula* var. *lineata*) (fig. 81 b).

Chez les *Cymbella* (fig. 80) les cellules sont fixées à l'une de leurs extrémités par un filament gélatineux. La conjugaison débute par une division en deux cellules, mais les deux cellules-filles formées, au lieu de se séparer et de s'éloigner l'une de l'autre, comme dans une division ordinaire, s'entourent d'une enveloppe de mucus commune et restent étroitement accolées l'une à l'autre (GEITLER, 1927). Ce sont ces deux cellules très proches parentes qui vont fournir les gamètes. L'une des deux cellules s'accroît légèrement à ce moment, de sorte que deux cellules inégales se trouvent vis-à-vis (fig. f). Dans chaque cellule se produisent deux divisions de maturation qui donnent quatre noyaux, mais seulement deux gamètes qui sont inégalement gros (deux noyaux de chaque côté dégénèrent). Le petit

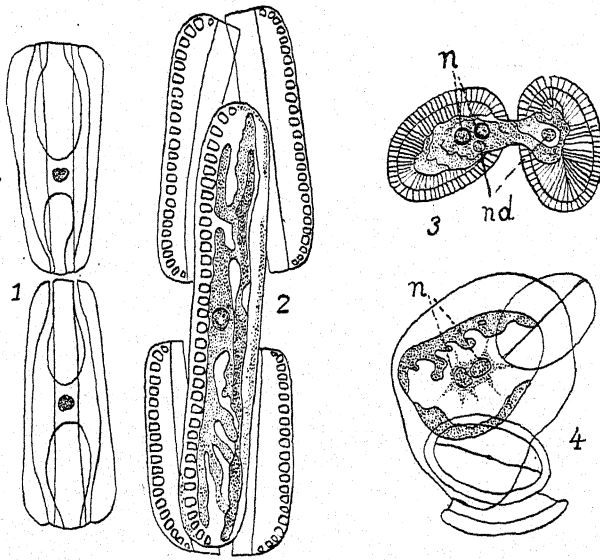


FIG. 79. — 1, 2, Auxosporulation chez le *Surirella saxonica* : (1) deux cellules rapprochées l'une de l'autre avant la copulation ; (2) auxospore formée après copulation. — 3, 4. Copulation avec hétérogamie (3) chez le *Cocconeis Placentula* ; (n) noyaux mâles et femelles ; (nd) noyaux dégénérés ; (4) auxospore en voie de formation ; (n) noyaux mâles et femelles au contact.

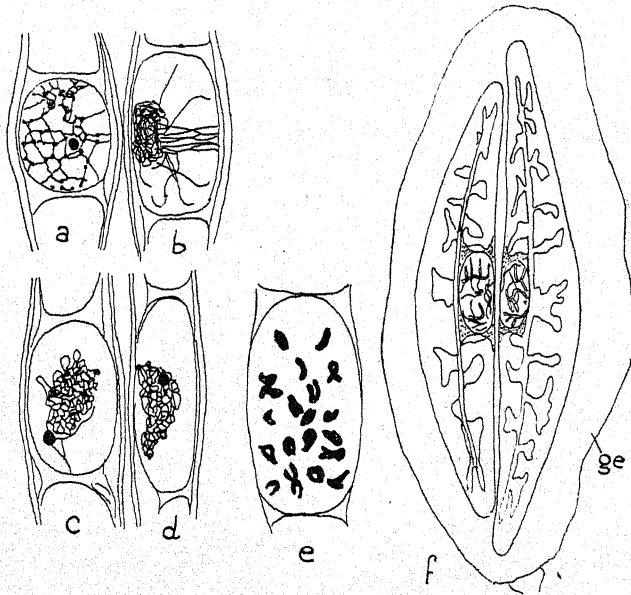


FIG. 80. — *Cymbella lanceolata* d'après GEITLER (1927) : a., b., c., d., e. Stades de la première division de maturation (a, b) avant le synapsis ; (c, d) synapsis ; (e) diakinèse. — f. deux cellules inégales accolées l'une à l'autre, dans une gelée commune ; noyaux avant la diakinèse.

gamète se déplace activement pour aller se fusionner avec le gros gamète de la cellule d'en face.

Il semble que le cas des *Cymbella* ne soit pas isolé et que les gamètes puissent se produire assez souvent, à la suite de la division d'une même cellule de sorte qu'ils soient très proches parents. Quant à l'hétérogamie, physiologique ou même morphologique, elle existe assez souvent (*Nitzschia subtilis*, *Cocconeis placentula* var. *pseudolineata*, *Anomoeoneis sculpta*).

L'exemple du *Nitzschia subtilis* (fig. 82) va nous montrer un type de reproduction sexuée où le sexe des gamètes est déterminé à la première division de maturation. Chez cette Diatomée (GEITLER, 1928), deux cellules se placent côte à côte et se mettent en rapport l'une avec l'autre par une anastomose qui prend naissance entre les valves légèrement écartées les unes des autres ; cette anastomose représente un tube copulateur. Dans

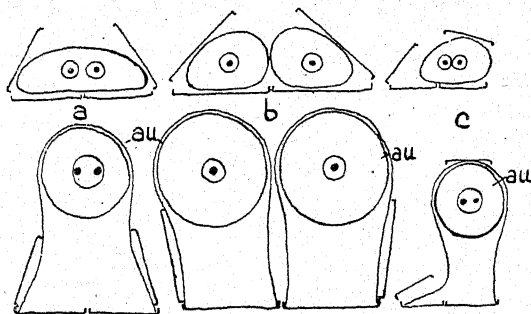


FIG. 81. — Schéma de la formation des auxospores de *Cocconeis placentula* suivant trois procédés différents correspondant à trois variétés de cette espèce, d'après GEITLER (1930) : a. isogamie. — b. parthénogénèse. — c. hétérogamie ; en haut, état au moment de la copulation ou de la formation des parthénospores ; en bas, états plus avancés montrant les auxospores (au).

chaque cellule, le noyau se divise deux fois et la première division se fait suivant le schéma hétérotypique. Il se forme donc quatre noyaux de chaque côté, mais seulement deux cellules qui sont les futurs gamètes et contiennent chacun deux noyaux (fig. a, p). L'un des noyaux des gamètes reste petit et finalement dégénère sans jouer aucun rôle. Il reste donc en présence, de chaque côté, deux gamètes (1, 2) et (3, 4) contenant chacun un seul noyau, dont l'un est mâle et l'autre femelle. La copulation a lieu par la fusion deux à deux des gamètes provenant de cellules-mères différentes. Dans une première étape le gamète (2) féconde le gamète (4) (fig. b) en passant par le tube copulateur ; dans une deuxième étape le gamète (3) féconde le gamète (1) (fig. c) qui est resté immobile. Il y a donc passage en sens inverse dans le tube copulateur des gamètes mâles de chaque paire, allant féconder le gamète femelle demeuré en place. Il y a anisogamie physiologique et deux zygotes sont formées (fig. d au) qui s'accroissent en auxospores.

Le *Nitzschia subtilis* se comporte donc comme les *Cymbella*, avec cette différence que les deux cellules qui fournissent les gamètes ne proviennent pas, chez le *Nitzschia*, de la division d'une même cellule. A un point de vue général, il est intéressant de noter la mise en présence de deux cellules et la formation d'un tube copulateur, avant que les gamètes eux-mêmes ne soient individualisés.

L'auxosporulation chez les Centriques semble être toujours un acte non

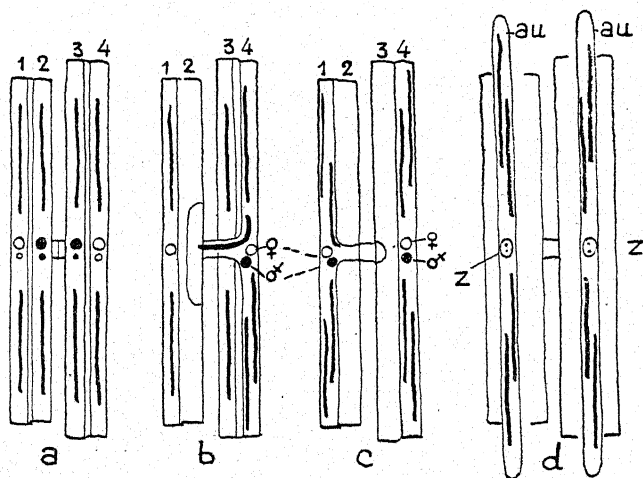


FIG. 82. — Schéma de la copulation chez le *Nitzschia subtilis*, d'après GEITLER (1930) : a. deux couples de cellules (1, 2), (3, 4) sont en présence et réunies par un tube copulateur ; dans chaque couple, 4 noyaux haploïdes, dont 2 sont plus petits et destinés à disparaître ; l'un des gros noyaux (noir) est mâle, l'autre (blanc) est femelle. — b. Le gamète (2) féconde le gamète (4). — c. Le gamète (3) féconde le gamète (1). — d. Chaque zygote formée produit une auxospore (au).

sexué : on peut en prendre le type chez le *Biddulphia mobiliensis* (fig. 83) où elle a été suivie en détail par BERGON (1907). Le phénomène ne se produit pas sur les cellules les plus petites, mais, sauf de très rares exceptions, sur les individus de dimensions un peu au-dessous de la taille moyenne. L'auxosporulation est précédée par la division de la cellule et les deux demi-cellules produites s'écartent l'une de l'autre ; puis chacune des masses protoplasmiques s'accroît considérablement en dehors des valves anciennes qui sont abandonnées (fig. b, c). Chacune des auxospores ainsi produite est entourée au début d'une mince membrane, appelée *perizonium* (fig. 83 *peri*), à l'intérieur de laquelle le protoplasme se rétracte. Enfin chaque masse s'entoure de valves nouvelles présentant l'ornementation caractéristique de l'espèce (fig. e).

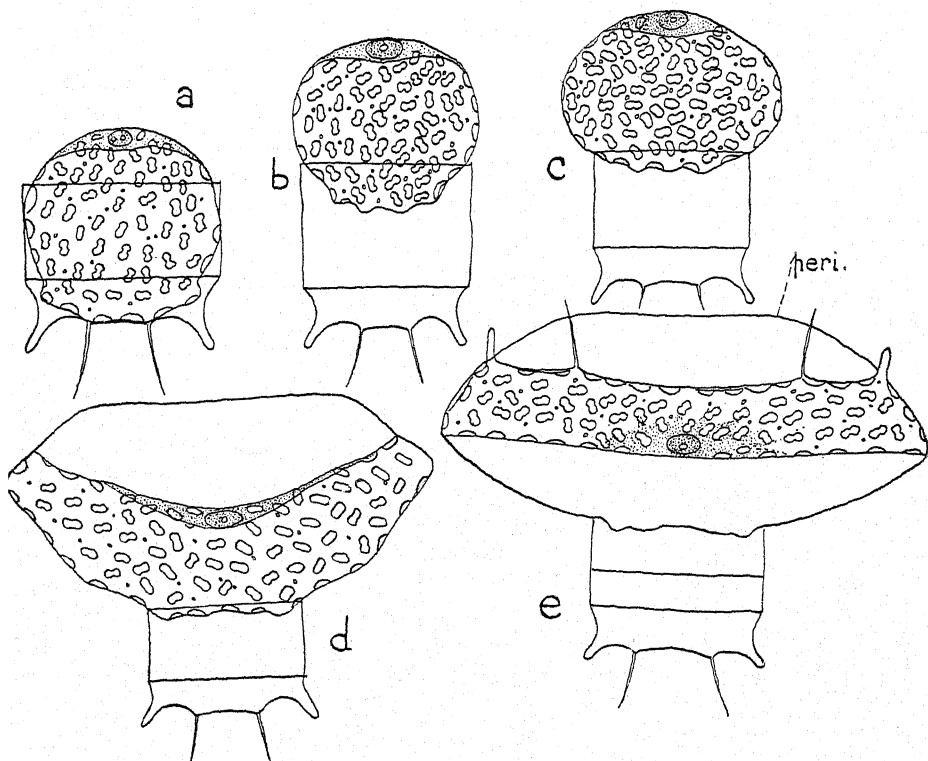


FIG. 83. — Auxosporulation chez le *Biddulphia mobiliensis* d'après BERGON (1907) : a., b., c. Demi-cellule après la division montrant les stades successifs de la sortie du contenu cellulaire qui s'accroît tout d'abord (d), puis constitue une auxospore presque achevée en (e),  $\times 320$ .

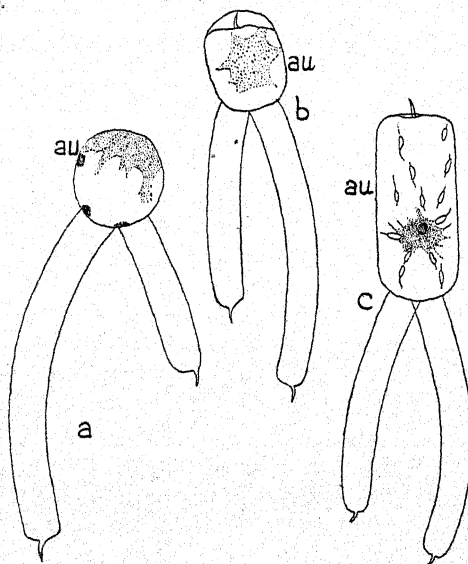


FIG. 84. — *Rhizolosenia Stollertothii* Perag.,  $\times 270$ , d'après PAVILLARD (1905) : a., b., c. Phases successives de la formation de l'auxospore (au).

## MICROSPORULATION.

Chez un certain nombre de Diatomées Centriques, un procédé spécial de reproduction est connu sous le nom de *microsporulation* : on a vu se former des spores en plus ou moins grand nombre à l'intérieur des cellules ; ces spores sont mises en liberté et sont mobiles au moyen de flagellums.

Les premières données sur une sporulation chez les Diatomées remontent

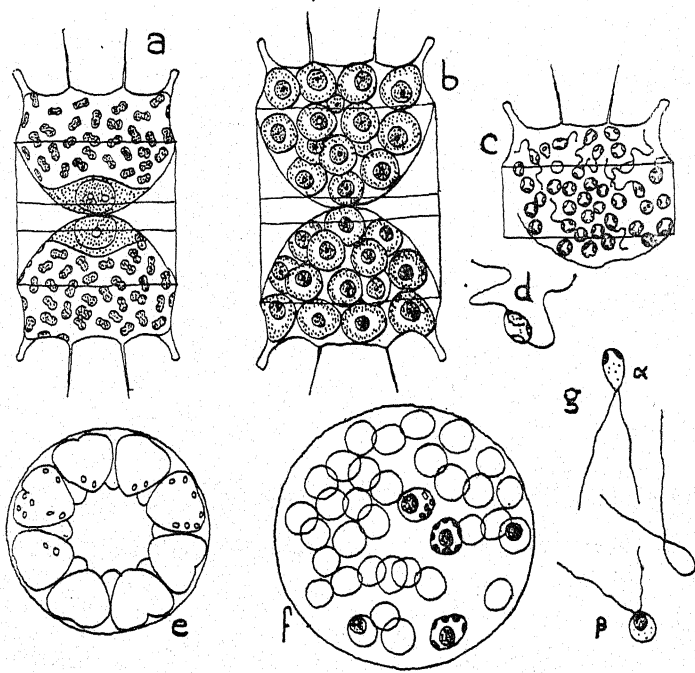


FIG. 85. — a., b., c. Microsporulation chez le *Biddulphia mobiliensis* d'après BERGON (1907) ;  $\times 320$ , sauf la fig. d,  $\times 800$  : (a) division en 2 sporanges ; (b) stade de 16 cellules ; (c) microspores avec leurs cils, à l'intérieur du sporange ; (d) microspore grossie. — e., f., g. Microsporulation chez un *Coscinodiscus* d'après PAVILLARD (1914),  $\times 320$  : (g) microspores de deux sortes, colorées ( $\alpha$ ) ou incolores ( $\beta$ ).

à des travaux très anciens, mais ces observations n'avaient pas réussi à convaincre la majorité des Botanistes de l'existence d'un pareil mode de reproduction chez les Diatomées.

En 1907, BERGON fit faire un pas décisif à la question, en observant pour la première fois les mouvements des microspores et leur mise en liberté chez les *Biddulphia mobiliensis* (fig. 85) du bassin d'Arcachon.

Cette Diatomée vit en abondance sur le fond au commencement de l'automne ; pendant les mois d'octobre et de novembre elle quitte le sol sous-marin pour s'élever dans les couches d'eaux supérieures et mener la

vie pélagique ; elle entre alors dans sa période de végétation active qui dure environ six mois et se termine au printemps. C'est pendant la pleine période végétative que la sporulation s'est montrée à Arcachon, de décembre à février.

La division du corps cellulaire donne naissance le plus souvent à 32 microspores qui, d'après BERGON, sont pourvues de deux flagelles insérés à une certaine distance l'un de l'autre et renflés en globule à leur extrémité (fig. 85, *d*). Ces microspores sont mises en liberté, mais leur destinée ultérieure n'a pas été élucidée.

Quelques années plus tard, PAVILLARD (1914) observe la formation de microspores chez un *Coscinodiscus* (fig. 85). Il trouve, chez les zoospores formées, une organisation qui ne correspond pas exactement aux dessins

de BERGON : il observe deux flagelles, insérés au même point, parfaitement filiformes et orientés tous les deux en avant ; il décrit deux sortes de zoospores (fig. *g*,  $\alpha$  et  $\beta$ ) : les unes un peu plus grandes, ovales, contiennent 2 à 4 chromatophores ; les autres plus petites, globuleuses, sont entièrement dépourvues de chromatophores. La destinée des zoospores restait toujours énigmatique.

Cependant KARSTEN chez les *Corethron* provenant des pêches de la *Valdivia* avait décrit la fusion de microspores deux à deux pour former les zygotes. Il avait même parlé d'une réduction chromatique se produisant à la germination de la zygote.

D'après les travaux récents de Paul SCHMIDT (1928) chez le *Biddulphia sinensis*, la réduction chromatique se produit au contraire dans les premières divisions qui conduisent à la formation

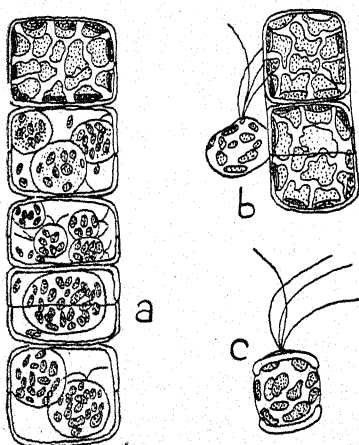


FIG. 86. — Microsporulation chez le *Melosira varians*, d'après P. SCHMIDT, tiré de KARSTEN (1928) : a. chaîne de cellules avec des sporanges à divers stades,  $\times 900$ . — b. zygote à 4 cils fixée sur une chaîne de 2 cellules,  $\times 900$ . — c. zygote montrant le début de la formation d'une nouvelle carapace,  $\times 900$ .

des gamètes, de telle sorte que la phase haploïde est très courte ; si le même fait était prouvé chez les autres types de Diatomées Centriques, on voit que celles-ci devraient être considérées comme des *diplontes* à l'instar des Pennées. Le nombre haploïde chez le *Biddulphia sinensis* est de deux.

Chez le *Melosira varians* (fig. 86) des microspores à deux flagellums ont été observées, ainsi que des stades à quatre flagellums interprétés comme des zygotes. Ces dernières se fixent et bientôt elles sécrètent deux nouvelles valves, ainsi que les bandes connectives (fig. *b*, *c*). Le cas du *Melosira varians* apporte donc une solution au problème longtemps mystérieux de la destinée des microspores, mais il faut reconnaître que de nombreuses obscurités

subsistent encore, soit en ce qui concerne la réduction chromatique, soit encore en ce qui concerne le phénomène de fécondation proprement dit. Bien que l'on puisse trouver une occasion de rapprochement entre les

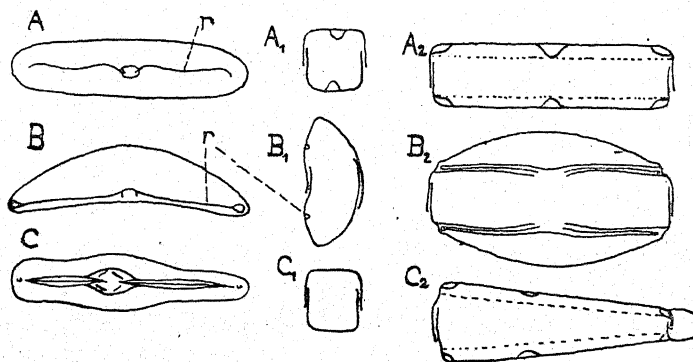


FIG. 87.— Valves de Diatomées Pennées, d'après KARSTEN (1928) : A. *Navicula viridis*, vue valvaire : (A<sub>1</sub>) coupe transversale ; (A<sub>2</sub>) vue connective. — B. *Amphora ovalis* : (B<sub>1</sub>) coupe transversale ; (B<sub>2</sub>) vue connective. — C. *Gomphonema elegans* : (C<sub>1</sub>) coupe transversale ; (C<sub>2</sub>) vue connective.

Diatomées Centriques et les Diatomées Pennées, dans ce fait que les unes et les autres sont des *diplontes*, il n'en demeure pas moins entre les deux groupes une différence assez marquée, dans leur reproduction sexuée (Voir à ce sujet p. 423).

#### CLASSIFICATION ET PRINCIPAUX TYPES.

Les deux grands groupes entre lesquels se répartissent les Diatomées, les Pennées et les Centriques, se distinguent, comme nous l'avons montré sommairement, par leur morphologie et plus encore peut-être par leur mode de reproduction. Il est à noter également que la majorité des Diatomées planctoniques appartiennent aux Centriques, tandis que les Diatomées fixées ou benthiques sont généralement des Pennées.

#### 1. PENNÉES

Les subdivisions des groupes sont fondées en grande partie sur la forme et la structure de la carapace siliceuse. Chez les Pennées, les formes pourvues d'un vrai raphé, sur l'une et l'autre valve, sont représentées par les genres principaux *Navicula*, *Pleurosigma*, *Gomphonema*, *Cymbella* (fig. 88 a, b, c, d). Les Navicules comptent parmi les Diatomées les plus nombreuses ; elles vivent librement, à l'état isolé, ou parfois incluses dans des tubes gélatineux plus ou moins ramifiés, qui possèdent l'aspect habituel d'un *Ectocarpus*. Le mode de croissance de ces curieuses productions n'est pas encore parfaitement éclairci. La Navicule bleue (*Navicula ostrearia*) est bien connue

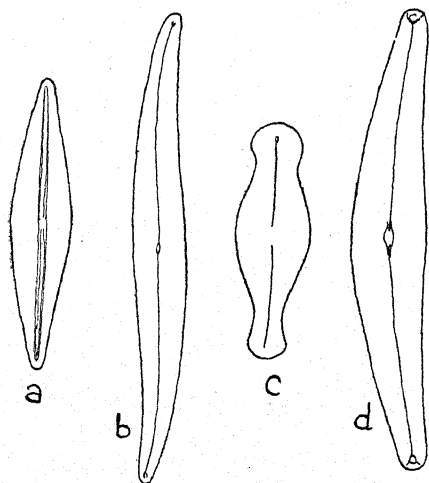


FIG. 88. — Forme des valves chez les Diatomées Pennées, d'après WEST (1927) : a. *Navicula rhomboides* Ehr. — b. *Gyrosigma attenuatum* (Kütz.) RABENH. — c. *Gomphonema geminatum* (Lyngb.) Ag. — d. *Cymbella lanceolata* Ehr.

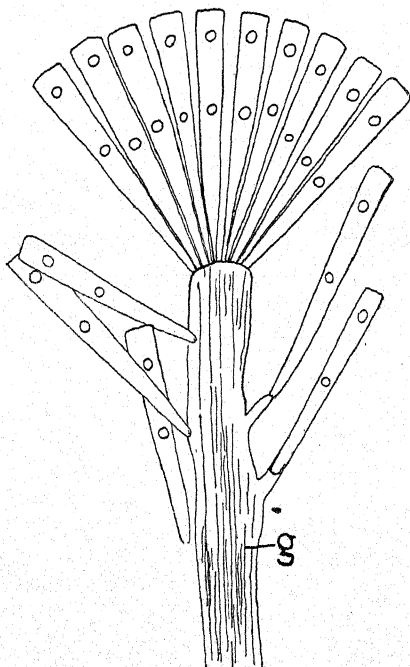


FIG. 89. — *Lichophora flabellata* (Carm.) Ag. Original,  $\times 500$ . Frustules réunies en éventail sur un filament muqueux (g).

pour son importance en ostréiculture. BORNET et PURSÉGUR ont montré en effet que la Diatomée bleue était la cause du verdissement des huîtres de Marennes. SAUVAGEAU a institué également des expériences sur cette question et il a obtenu les mêmes résultats au sujet de la cause du verdissement. Le pigment particulier à cette espèce est diffus et non fixé sur les plastes. Les *Lichophora* (fig. 89) forment comme les *Cymbella* des arbuscules gélatineux ramifiés.

Les *Pleurosigma* ont des valves sigmoïdes pourvues de stries très délicates se croisant dans plusieurs directions, tandis que les *Cymbella* ont des valves courbées portant, comme chez les *Navicula*, deux systèmes de stries linéaires disposées de chaque côté du raphé.

L'absence totale de raphé et la présence fréquente d'un pseudo-raphé caractérise des genres tels que les *Tabellaria* (fig. 90) les *Diatoma*, les *Fragilaria* (fig. 90), les *Synedra*. Les *Asterionella* (fig. 90, d) ont des frustules linéaires, groupées en colonies étoilées par l'intermédiaire de coussinets de mucus placés à la base des valves. Ce sont des éléments caractéristiques du limnoplanton.

Chez les *Achnantes* et les *Cocconeis*, l'une des valves possède un raphé, l'autre un pseudo-raphé. Les *Cocconeis* (fig. 75, b) ont des valves concavo-convexes, presque circulaires et elles vivent

en épiphytes très fréquemment à la surface d'autres Algues qu'elles

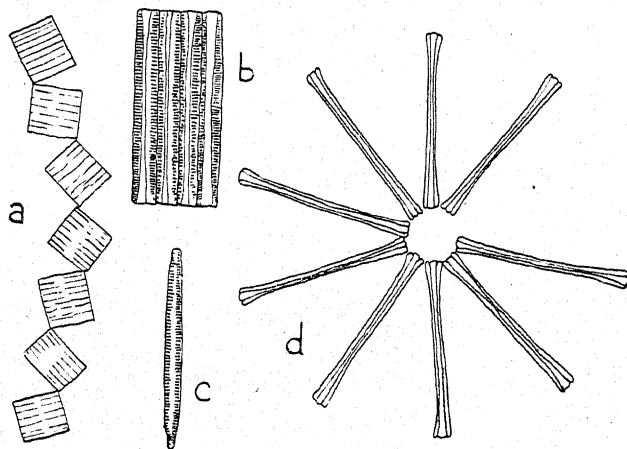


FIG. 90. — a. *Tabellaria flocculosa*. Original, chaîne d'individus. — b. *Fragilaria capucina* Desmaz. — c. Vue valvaire d'un individu isolé,  $\times 470$ . — d. *Asterionella gracillima* Hass., chaîne circulaire de 9 individus,  $\times 400$ , d'après WEST et FRITSCH (1927).

arrivent parfois à recouvrir presque complètement de leurs frustules.

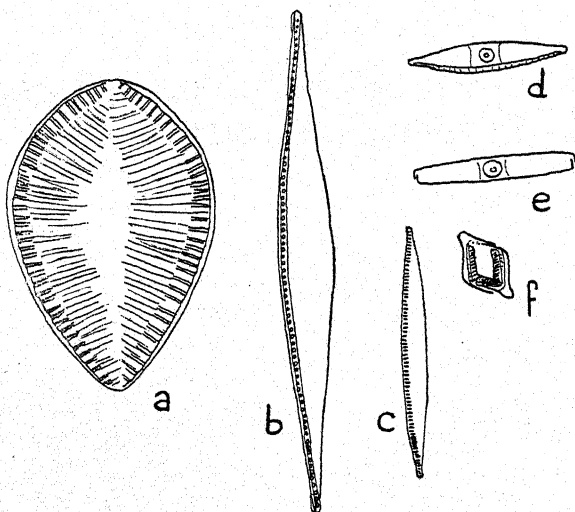


FIG. 91. — a. *Surirella ovalis* Brebisson. — b. *Nitzschia lanceolata*. — c. *Nitzschia subtilis*,  $\times 540$ , d'après H. et M. PERAGALLO. — d., e., f. *N. palea* (Kütz.) W. Sm. : vue valvaire (d) ; connective (e) ; coupe transversale (f) ; d'après PFITZER.

Les *Nitzschia* (fig. 91, b) se distinguent par la présence d'un raphé disposé comme un canal à l'intérieur d'une sorte de quille allongée d'un bout à

l'autre des valves et qui est marqué par de petites nodosités. Les valves sont ordinairement allongées et linéaires. Chez les *Cymatopleura* (fig. 92) et les *Surirella* (fig. 91, a) au contraire, les valves sont généralement elliptiques ou ovales ; elles sont marquées de côtes parallèles entre elles fortement accusées, séparées souvent par un pseudo-raphé. Latéralement les valves se prolongent dans des sortes d'ailes qui contiennent chacune un raphé en forme de canal. Les *Surirella* se rencontrent fréquemment dans le plancton d'eau douce.

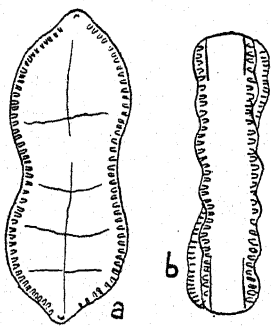


FIG. 92. — *Cymatopleura solea* Bréb. var. *apiculata* Ralfs : a. vue valvaire. — b. Vue connective. Original.

## 2. CENTRIQUES

Les Diatomées Centriques se reconnaissent à leurs cellules cylindriques ou discoïdes, dont les valves possèdent une ornementation formée de granules ou de stries.

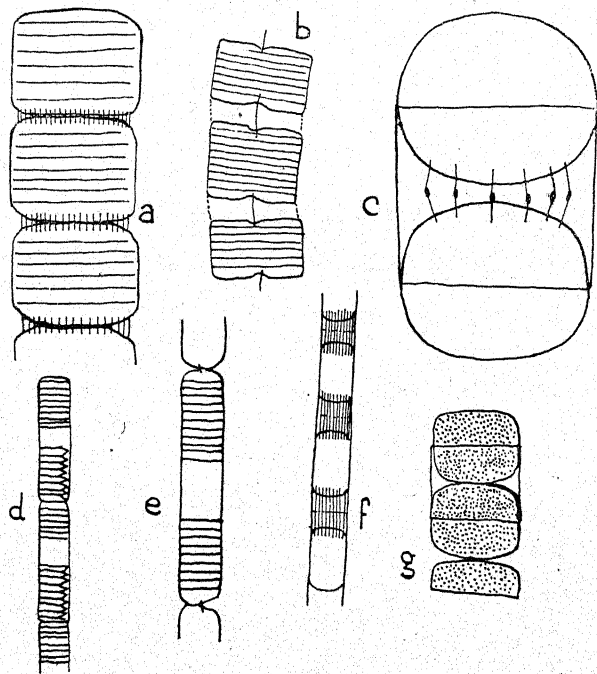


FIG. 93. — Diatomées Centriques en chaînes : a. *Lauderia borealis*,  $\times 400$ . — b. *Schröderella Schröderi*,  $\times 560$ . — c. *Stephanopyxis* Original. — d. *Dactyliosolen mediterraneus*,  $\times 320$  d'après H. et M. PERAGALLO. — e. *Rhizosolenia fragilissima* Berg.,  $\times 400$ , d'après PAVILLARD. — f. *Sceletonema costatum* Grev.,  $\times 640$ , original. — g. *Melosira Borreri* Grev.,  $\times 320$ , d'après GRAN.

groupés régulièrement autour d'un centre. Il n'existe pas de raphé ni de pseudo-raphé. Ce sont des Diatomées fréquentes surtout dans le milieu marin : elles se rencontrent soit à l'état isolé, soit le plus souvent sous forme de longues chaînes d'individus (fig. 93) soudés entre eux et flottant passivement dans le plancton. Beaucoup d'entre elles sont remarquablement adaptées à la flottaison, par suite de leur forme, des appendices de leurs valves et de la faible silicification de leurs carapaces.

C'est chez les Diatomées Centriques que s'observe au plus haut degré une complication de la structure provenant du développement de *bandes intercalaires* disposées entre les deux valves. Ainsi les *Lauderia* (fig. 93, a) ont des valves circulaires légèrement bombées réunies entre elles par une zone cylindrique formée d'anneaux imbriqués. Les *Rhizosolenia* (fig. 93, e), qui sont des formes pélagiques par excellence, ont des cellules cylindriques ordinairement très allongées, qui se composent de valves asymétriques prolongées par un mucron ou une épine parfois fort longue. Les valves sont séparées l'une de l'autre par une région cylindrique très étendue composée d'écailles imbriquées. C'est grâce à des dispositions de ce genre que les frustules des *Rhizosolenia*, des *Guinardia*, des *Dactyliosolen* (fig. 93, d), des *Leptocylin-drus* atteignent une grande longueur. Toutes ces Diatomées joignent d'ailleurs à cette propriété d'acquérir une grande longueur, celle de former des chaînes d'individus restant soudés entre eux après la division.

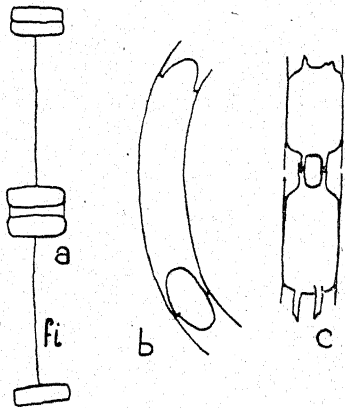


FIG. 94. — a. *Thalassiosira decipiens*, chaîne : (fi.) filament muqueux. — b. *Eucampia groenlandica* Cleve. f. *atlantica* GRAN. — c. *Hemiaulus indicus*, Original.

Très souvent aussi la formation de chaînes chez les Diatomées planctoniques provient de la réunion des frustules entre eux au moyen d'un ou plusieurs filaments mucilagineux (*Thalassiosira*), ou par l'intermédiaire d'appendices particuliers des valves (*Stephanopyxis*) (fig. 93, c) *Skeletonema* (fig. 93, f), *Chaetoceros* (fig. 95), *Hemiaulus* (fig. 94).

Le genre *Chaetoceros* (fig. 14, 95, 96.) est un des genres les plus riches en espèces, du plancton marin et l'un des plus communément représenté. Les valves elliptiques se prolongent chacune par deux cornes très développées (fig. 14). Dans les chaînes de *Chaetoceros* les individus sont reliés entre eux par la soudure partielle des cornes provenant des valves successives. Souvent les cornes des cellules terminales, dans les colonies de *Chaetoceros*, sont différentes des autres, par exemple plus robustes et pourvues de piquants. Tous les *Chaetoceros* d'ailleurs n'ont pas l'aptitude à former des chaînes et certaines espèces vivent toujours à l'état de cellules isolées. Beaucoup de *Chaetoceros* peuvent former des kystes ou spores durables qui

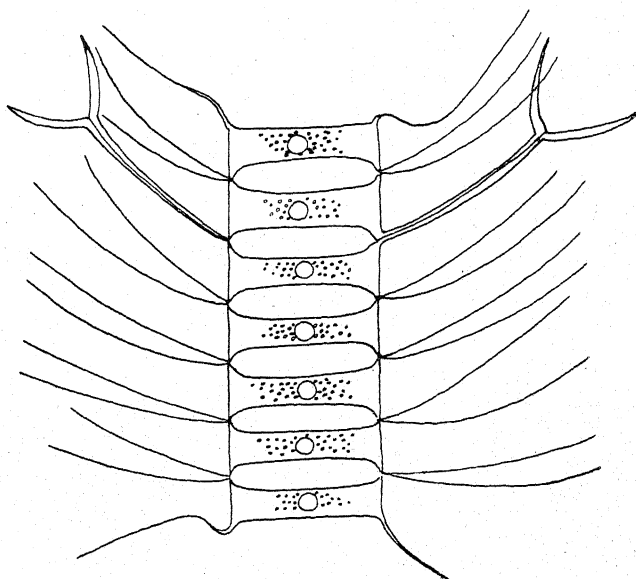


FIG. 95. — *Chaetoceros messanense*,  $\times 500$ . Original.

ont un mode de formation endogène et sont pourvus d'une membrane très épaisse, lisse ou ornée de piquants variés (fig. 96). Les conditions dans lesquelles se produisent ces spores durables sont mal connues et leur germination ne paraît pas avoir été observée jusqu'ici.

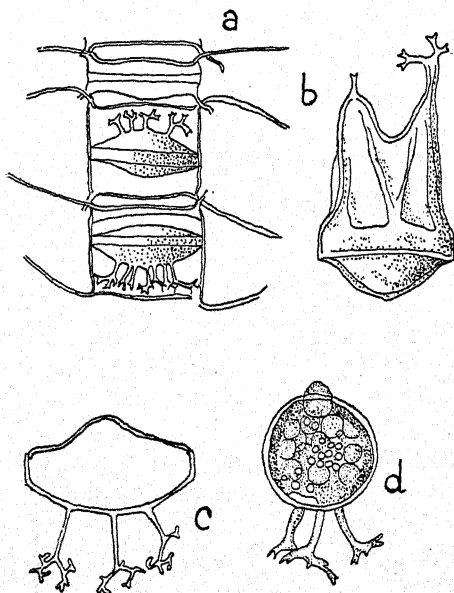


FIG. 96. — a. Chaîne de *Chaetoceros diadema*,  $\times 520$ , d'après GRAN. ; avec spores (endocystes). — b. Endocyste isolé de *Ch. mitra*,  $\times 520$ , d'après VAN HEURK. — c. Endospore de *Chaetoceros* d'après PASCHER (1924). — d. Endospore de Chrysomonadinée d'après SCHERFELL (1911).

Chez les *Bacteriastrum* (fig. 97, a) qui sont voisins des *Chaetoceros*, les valves sont circulaires et pourvues, sur leurs bords, de nombreux et fins prolongements en forme de soies, qui sont anastomosées entre elles deux à deux et d'une valve à l'autre sur un trajet assez long. Les *Bacteriastrum* forment toujours des chaînes à l'aspect hérissé qui flottent facilement dans le plancton.

Les *Corethron* (fig. 98) avec l'espèce la plus importante, *C. antarcticum*, représentent un

des éléments les plus caractéristiques de la flore pélagique antarctique. Les frustules sont cylindriques et les valves hémisphériques portent des piquants nombreux et très longs.

La formation de chaînes plus ou moins contournées est la règle chez les *Eucampia* (fig. 94, b), les *Climacodium*, les *Streptotheca*. Tous ces genres ont une membrane très faiblement silicifiée. Il n'en est pas de même chez les *Biddulphia* (fig. 83) dont la carapace est fortement structurée et pourvue d'appendices robustes. On rencontre des *Biddulphia* à la fois sur le fond et dans les pêches pélagiques.

Malgré l'absence de prolongements ou d'appendices sur les valves, les *Melosira* forment des chaînes d'individus réunis entre eux par des coussinets de mucus : les valves sont circulaires et simplement ponctuées (fig. 93, g). Au voisinage, se placent les *Paralia* et les

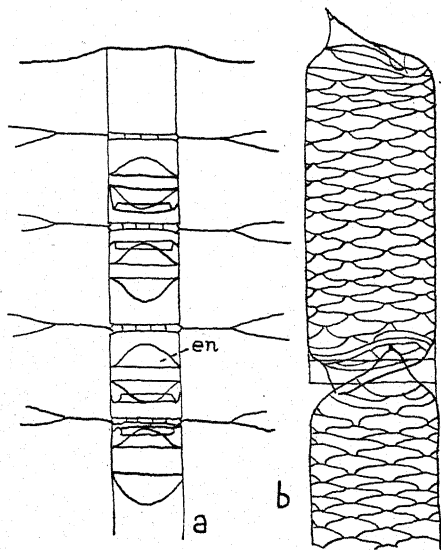


FIG. 97. — a. *Bacteriastrum hyalinum* Lauder,  $\times 360$ , d'après PAVILLARD (1931), chaîne avec endocystes. — b. *Rhizosolenia Castracanei* Peragallo, fragment de chaîne,  $\times 80$ , d'après PAVILLARD.

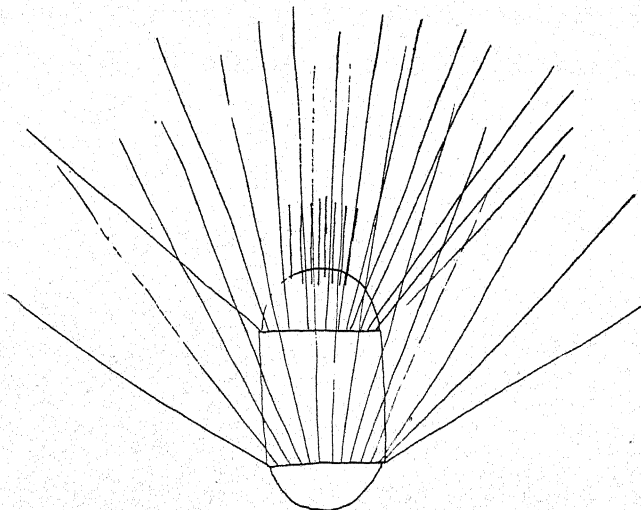


FIG. 98. — *Corethron criophilum*. Original.

*Hyalodiscus*. Les *Cyclotella* sont fréquentes dans les planctons lacustres :

elles vivent le plus souvent isolées ou réunies entre elles par du mucus. Le genre *Coscinodiscus* (fig. 85) est très riche en espèces qu'il est souvent bien difficile de différencier les unes des autres. Ce sont des cellules discoïdes pourvues généralement de valves richement ornées de granules ou d'a-réoles disposés en séries radiales.

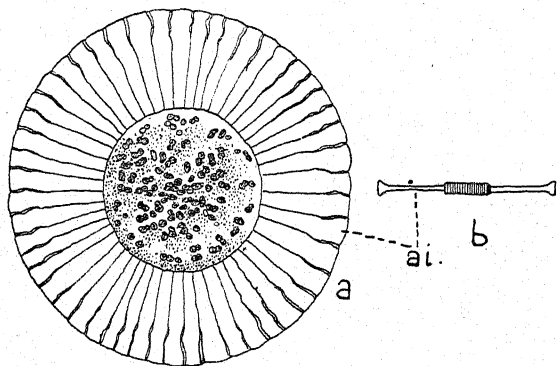


FIG. 99. — *Planktoniella sol* (Wallich) SCHÜTT : a. Valve vue de face.  
b. Valve vue de profil : (ai) collerette ; d'après SCHÜTT.

C'est à côté de ces *Coscinodiscus* que se placent deux formes caractéristiques du plancton des mers chaudes : *Planktoniella sol* (fig. 99) et *Gossleriella tropica*. Les premières ont des cellules discoïdes entourées d'une sorte de collerette en forme d'aile. Les *Gossleriella* ont des valves garnies tout autour de la ceinture de piquants très fins. Ce sont l'une et l'autre des Diatomées pélagiques très bien adaptées à la flottaison.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN and NELSON. — *Journ. Marine biol. Assoc. Plymouth*, VIII, p. 462, 1910).
- BACHRACH et LEFÈVRE (M.). — Disparition de la carapace siliceuse chez les Diatomées (*C. R. Soc. Biol.*, XCVIII, p. 1510, 1928).
- Contribution à l'étude du rôle de la silice chez les êtres vivants. Observations sur la biologie des Diatomées (*Journ. de Physiol. et de Pathol. génér.*, t. 27, p. 241, 1929).
- BERGON (P.). — Note sur un mode de sporulation observé chez le *Biddulphia mobiliensis* (*Bull. Soc. Sc. Arcachon*, 6, 1903).
- Biologie des Diatomées (*Bull. Soc. bot. Fr.*, 4<sup>e</sup> S., 7, p. 327, 1907).
- CHOLNOKY (B.). — Zur Cytologie und Systematik der *Navicula pannonica* Grün. (*Österr. bot. Zeitsch.*, 76, pp. 316-319, 1927).
- Über die auxosporen von *Rhoicosphenia curvata* (Ktze) Grün. (*Arch. f. Protistenk.*, 60, pp. 8-33, 1 pl., 1927).

- CHOLNOKY. — Über die auxosporenbildung der *Anomoeoneis sculpta* E. Cl. (Arch. f. Protistenk., 63, pp. 23-58, 1928).
- DANGEARD (Pierre). — Observations vitales sur le protoplasme des Algues (Comptes rendus Ac. Sc. Paris, t. 190, p. 1576, 1930).
- Les cytosomes et les mouvements protoplasmiques chez les Diatomées (Ann. de Protistologie, t. III, pp. 49-57, 1 pl., 1934).
- GEITLER (L.). — Reduktionsteilung, Copulation und Parthénogenese bei der pennaten Diatomée *Cocconeis placentula* (Biol. Centralbl., 1927).
- Die Reduktionsteilung und Copulation von *Cymbella lanceolata* (Arch. f. Protistenk., 58, pp. 465-508, 1927).
- Somatische Teilung, Reduktionsteilung, Copulation und Parthenogenese bei *Cocconeis placentula* (Arch. f. Protistenk., Bd. 59, 1927).
- Copulation und Geschlechts-verteilung bei einer Nitzschia-art. (Arch. f. Protistenk., 61, p. 419-442, 1928).
- Autogamie bei *Amphora* (Österr. bot. Zeitschr., 77, 1928).
- Über den Bau der Kerne zweier Diatomeen (Arch. f. Protistenk., 68, 1929).
- Différenciation, répartition et détermination du sexe chez les Diatomées pennées (Arch. de Bot., III, p. 105-112, 1929).
- Studien über den Formwechsel der pennaten Diatomeen (Biol. Zentralbl., 50, p. 64-79, 1930).
- Der Kernphasenwechsel der Diatomeen (Beih. der botan. Centralbl., 48, p. 1-15, 1932).
- GEMEINHARDT (K.). — Die Gattung *Synedra* in systematischer, cytologischer und ökologischer Beziehung (Pflanzen-forschung, H. 6, 1926).
- Beiträge zur Kenntniss der Diatomeen (Ber. d. deutsch. Bot. Gesell., 1926).
- GUILLIERMOND (A.). — Sur le chondriome des Conjuguées et des Diatomées (C. R. Soc. Biol., t. 85, p. 466, 1921).
- HOFKER (J.). — Die Teilung, Microsporen und Auxosporenbildung von *Coscinodiscus biconicus* v. Breemen (Ann. de Protistol., vol. I, 1928).
- HUSTEDT (E.). — Zur Morphologie und Auxosporenbildung von *Melosira Jurgensii* Ag. und *M. arenaria* Moore (Arch. f. Hydrob. und Planktonk., 14, p. 720-735, 1924).
- Süßwasser Diatomeen Deutschlands (Mikrokosmos office, Stuttgart, 1923).
- Untersuchungen über den Bau der Diatomeen (Ber. d. deutsch. bot. Gesell., 44, p. 142, 1926 ; 47, p. 59, 1929).
- Die Kieselalgen Deutschlands, Österreich und der Schweiz (Rabenhorst's Kryptogamenflora, Bd. 7, 1930).
- Bacillariophyta. Die Süßwasserflora Deutschl. (Herausg. von A. Pascher, 2<sup>e</sup> édit. Iena, 1931).
- IKARI (J.). — On the nuclear and cell division of a plankton-diatom *Coscinodiscus subbuliens* Jörg. (Bot. Magaz., vol. 37, p. 96-108. Tokyo, 1923).
- Om *Bacteriastrum* of Japan (Ibid., 1927).
- Om some *Chaetoceras* of Japan (Ibid., 1928).
- KARSTEN (G.). — Die Auxosporenbildung der Gattungen *Cocconeis*, *Surirella* und *Cymatopleura* (Flora, Bd. 87, 1900).
- Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von *Surirella saxonica* (Zeitschr. f. Bot., 1912).

- KARSTEN. — Über Diatomeen, ihre Fortpflanzung und verwandsch. Bezieh. (*Intern. Rev. f. hydrob. und Hydrogr.*, 12, p. 116-120, 1924).
- *Bacillariophyta* in (*Engler u. Prantl Pflanzenfamilien*, Bd. 2, 2te Auflage, 1928).
- Neue Untersuch. ergebnisse bei Diatomeen (*Zeitschr. f. Bot.*, 23, p. 1-12, 1930).
- KLEBAHN (H.). — Beiträge zur Kenntniss der Auxosporenbildung. I. *Rhopalodia gibba* (Ehrenb.) O. Müller (*Jahrb. f. Wiss. Botan.*, XXIX, p. 595, 1896).
- KOEHLER (A.). — Über die Feinstruktur von *Navicula* (*Pinnularia*) *nobilis* Ehr. (*Zeitsch. f. Bot.*, XXII, p. 442-454, 1930).
- KORSHIKOV (A.). — On the origin of the Diatoms (*Beiheft. z. bot. Centralbl.*, 46, p. 460-469, 1 fig., 1930).
- KYLIN (H.). — Über die Karotinoiden Farbstoffe der Algen (*Hoppe Seylers-Zeitschr. f. Physiol. Chem.*, 66, p. 38, 1928).
- LAUTERBORN. — Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen (Leipzig, 1896).
- LIEBISCH (W.). — *Amphitetras antediluviana* Ehr. Sowie einige Beiträge zum Bau und z. Entw. d. Diatomeenzelle (*Zeitschr. f. Bot.*, 20, p. 225, 1928).
- MANGIN (L.). — Observations sur les Diatomées (*Ann. des Sc. Nat.*, 9<sup>e</sup> S., VIII, p. 177-219, 1908).
- PAVILLARD (J.). — Observations sur les Diatomées (*Bull. Soc. bot. France*, 1911, p. 21 ; 1913, p. 126 ; 1914, p. 164. *Ibid.*, 1924, p. 1082-1090).
- Bacillariales (*Report on the danisch oceanogr. Exped. 1908-1910 to the medit. and. adj. Seas.*, 1926).
- SAUVAGEAU (C.). — Le verdissement des huîtres par la Diatomée bleue (*Bull. St. Biol. Arcachon*, 1907).
- SCHMIDT (Paul). — Morphologie u. Biologie der *Melosira varians* (*Intern. Rev. d. Hydrob. u. Planktonk.*, XI, p. 114-148, 5 pl., 1923 ; *ibid.*, Bd. XVII et Bd. XIX, 1928).
- Die reduktionsteilung bei der Microsporenbildung von *Coscinodiscus apiculatus*. *Ibid.*, 25, 1930.
- SCHREIBER (E.). — Über Reinkulturversuche und experimentelle Auxosporenbildung bei *Melosira nummuloides* (*Arch. f. Protistenk.*, 73, p. 331, 1931).
- SCHULZ (Paul). — Über Zellteilung und Dauersporenbildung der Diatomeengattungen *Attheya* und *Rhizosolenia* (*Bot. Arch.*, 24, p. 505-524, 27 fig., 1 pl., 1929).
- TAYLOR (F. B.). — Notes on Diatoms. An introduction to the study of the Diatomaceae (Bournemouth, 1929).
-

## CHAPITRE VII

# XANTHOPHYCÉES (Hétérokontées)

### Caractères généraux.

Les Hétérokontées sont des Algues assez diverses en apparence qui étaient classées pour la plupart, il n'y a pas bien longtemps, parmi les Chlorophycées. C'est aux travaux de BOHLIN, LUTHER, BORZI, et PASCHER que l'on doit la création de ce groupe et la mise en valeur des caractères différentiels qui l'éloignent de celui des Algues vertes proprement dites.

Les traits distinctifs des Hétérokontées, sont, tout d'abord, la présence de chromatophores jaune-vert, par suite de la présence d'un excès de xanthophylle et de carotène. Ces plastes jaunâtres sont, en général, dépourvus de pyrénoides et il ne se forme pas d'amidon sous l'influence de la photosynthèse comme chez les Chlorophycées. Les produits du métabolisme sont ici représentés par des corps gras et diverses substances réfringentes dont l'étude est seulement ébauchée, parmi lesquelles se trouve de la leucosine et probablement aussi des tannoïdes (P.-A. DAN-GEARD, CHADEFAUD, 1930).

La membrane des Hétérokontées est riche en composés pectiques ; elle serait même, d'après quelques auteurs, dépourvue de cellulose, ce qui n'est certainement pas un cas général et demanderait à être vérifié de plus près ; la membrane est souvent légèrement incrustée de silice et l'enveloppe d'une cellule se compose souvent de deux parties plus ou moins inégales, emboîtées l'une dans l'autre ou contiguës l'une à l'autre.

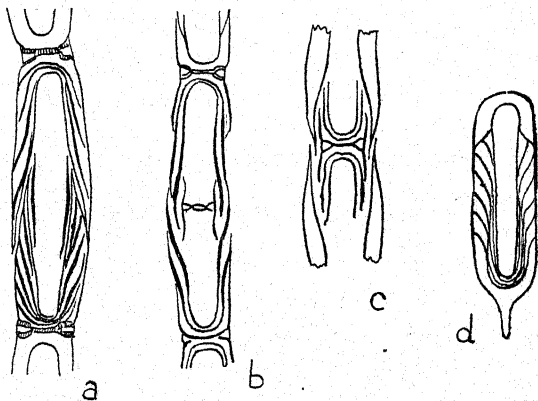


FIG. 100. — a., b., c. Constitution de la membrane et formation d'une cloison nouvelle chez un *Tribonema*. — d. Constitution en deux parties inégales de la membrane d'un *Ophitocytium* d'après BOHLIN.

La reproduction a lieu fréquemment par des zoospores, lesquelles sont très généralement pourvues de deux cils inégaux. Les cas signalés chez des Algues de ce groupe de zoospores à deux cils égaux, ou de zoospores à un seul cil, deviennent de moins en moins nombreux, à mesure que le groupe est mieux connu. Il est probable cependant que certaines Hétérokontées peuvent être réellement monoflagellées.

La reproduction sexuée existerait chez plusieurs genres (*Botrydiopsis*, *Bumilleria*) d'après des travaux anciens de BORZI qui n'ont pas été jusqu'ici confirmés. Elle est cependant probable et récemment ROSENBERG (1931) a décrit la copulation de gamètes chez le *Botrydium granulatum*.

Les Hétérokontées, d'après ce que nous venons de voir, présentent un métabolisme très différent de celui des Chlorophycées, cependant, par leur apparence, elles imitent de très près ces dernières Algues et PASCHER a mis en évidence un remarquable parallélisme entre les différents types d'Hétérokontées, et les groupes correspondants des Chlorophycées.

Les plus simples des Hétérokontées sont des formes unicellulaires montrant l'organisation flagellée ou rhizopodiale ; elles ont une certaine ressemblance avec les Chrysomonadinées. Le genre *Chloramaeba* peut être pris comme type. C'est une Monadinée à protoplasme déformable,

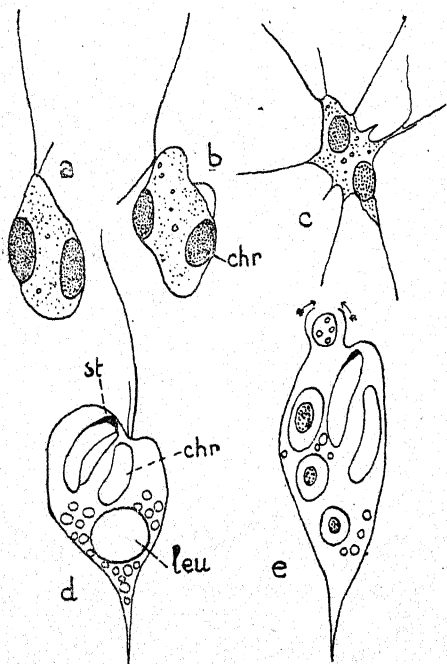


FIG. 101. — a., b., c. *Heterochloris mutabilis* Pascher : (c) état rhizopodial ; (chr) plastes — d., e. *Chlorochromonas polymorpha* Gavaudan d'après GAVAUDAN (1931) : (d) individu végétatif ; (e) ingestion d'une Leuvre ; (leu) leucosine.

amiboïde, possédant plusieurs chromatophores jaune-verts et dont on connaît aussi des formes complètement incolores. L'*Heterochloris mutabilis* (fig. 101) de PASCHER se distingue par des pseudopodes extrêmement fins ; il peut, en l'absence de cils, se présenter entièrement à l'état rhizopodial (fig. 101 c).

Le *Chlorochromonas polymorpha* (fig. 101 d, e), décrit par GAVAUDAN, est un exemple frappant de ces Flagellés très plastiques et polymorphes qui, bien que pourvus de chromatophores, possèdent la nutrition animale très active. Les *Chlorochromonas* sont d'ailleurs très voisins des *Ochromonas*, que nous connaissons comme des Chrysomonadinées typiques. La présence

de leucosine, l'existence de deux cils inégaux, sont communes aux deux genres ; seuls diffèrent la couleur des chromatophores et peut-être les stades enkystés, mais ceux-ci n'ont pas été observés jusqu'ici chez les *Chlorochromonas*.

Il y a des relations certainement assez étroites entre les Chrysomonadinées et les Hétérokontées et nous en trouvons encore un exemple assez net chez les formes groupées dans la section des Rhizochloridales.

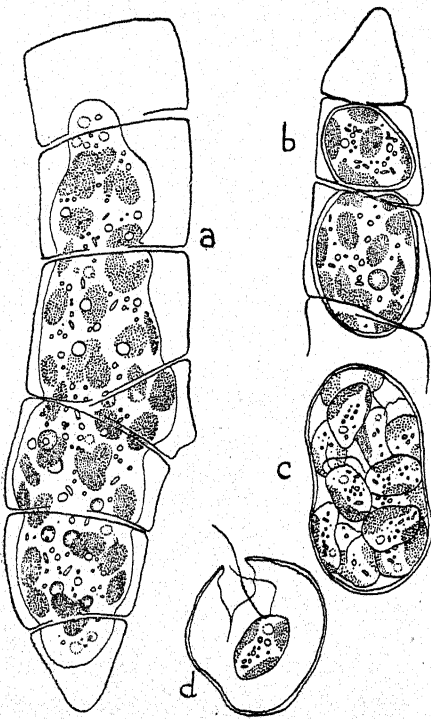


FIG. 103. — *Myxochloris sphagnicola* : a. Plasmode dans une cellule aquifère de la feuille de *Sphagnum*. — b. Kystes. — c. Germination d'un kyste produisant des zoospores. — d. Kyste ouvert, contenant encore une zoospore ; d'après PASCHER (1930).

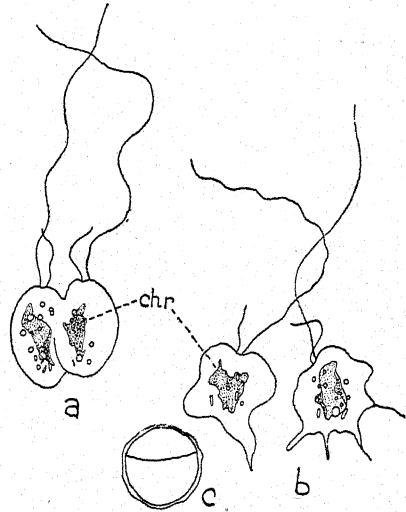


FIG. 102. — *Chloromeson agile* : a. division. — b. Individus montrant la déformation amiboïde. — c. Kyste : (chr) chromatophore, d'après PASCHER (1930).

#### RHIZOCHLORIDALES.

L'état plasmodial se trouve représenté parmi ces Hétérokontées par le curieux *Myxochloris* (fig. 103) que PASCHER a décrit à l'intérieur des cellules des feuilles de *Sphagnum* ; dans ce genre l'analogie est à rechercher, non avec les Algues vertes, mais avec les Chrysophycées et le genre *Myxochrysis* dont nous avons signalé déjà la structure et l'évolution si particulière (voir plus haut p. 41).

Les *Myxochloris*, décrits récemment (1930) d'une façon détaillée, vivent normalement à l'état de

plasmodes plus ou moins volumineux dans l'intérieur des cellules aquifères de *Sphagnum* (fig. 103 a). Ces plasmodes contiennent de nombreux noyaux et chromatophores ainsi que des gouttelettes d'huile ; ils peu-

vent se déformer, se mouvoir et former des pseudopodes, mais ils assimilent énergiquement et ne paraissent pas capables, semble-t-il, de nutrition animale. Le cycle évolutif comporte la formation de kystes et

de zoospores à deux cils inégaux (fig. d). On connaît également des spores immobiles dont la paroi se compose de deux valves hémisphériques.

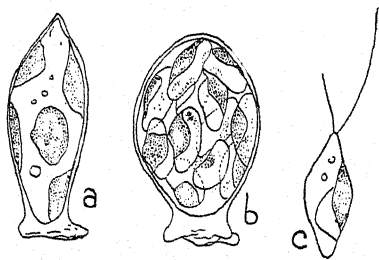


FIG. 104. — *Characiopsis sessilis* Pascher : a. Cellule végétative. — b. Sporangium. — c. Zoospore d'après PASCHER (1925).

#### HÉTÉROCOCALES ET HÉTÉROCAPSALES.

La plupart des genres de Protococcacées parmi les Algues vertes trouvent leurs équivalents chez les Hétérokontées, bien que ce dernier

groupe soit évidemment le moins riche et le moins varié. Aux *Characium* qui sont des Protococcacées correspondent les *Characiopsis* (fig. 104). Hétérokontées qui ont le même aspect et le même genre de vie : ce sont des Algues épiphytes, unicellulaires, vivant isolées. Les zoospores qu'elles produisent ont deux cils inégaux, ce qui permet de ne pas les confondre avec les zoospores d'une Chlorophycée.

Les *Chlorobotrys* sont comparables aux *Chlorella* et les *Pleurochloris* aux *Chlorococcum*, dont ils diffèrent surtout par la couleur différente, l'absence de pyrénoïdes et d'amidon. Le genre *Acanthochloris* (PASCHER, 1930) est une forme de convergence avec le genre *Trochiscia* des Algues vertes. Les *Gloeobotrys* (fig. 105), aux cellules innombrables contenues dans une élée commune, appartiennent également aux Hétérococcales.

L'organisation coloniale se rencontre dans les genres *Mischococcus* qui forment des arbuscules gélatineux ramifiés et dans les *Botryococcus*, dont les cellules sont unies entre elles en petites masses muriformes par des tractus gélatineux.

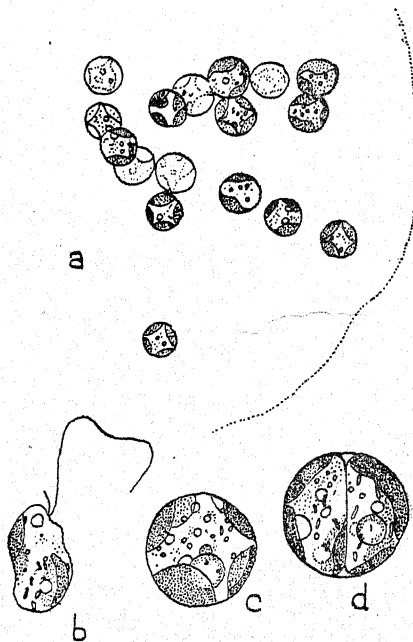


FIG. 105. — *Gloeobotrys chlorina* : a. Partie d'une colonie palmelloïde. — b. Zoospore. — c. Cellule isolée. — d. Division cellulaire d'après PASCHER (1930).

Le *Botryococcus Braunii* est un élément très commun du limnoplankton

Les *Ophiocytium* possèdent des cellules isolées, cylindriques, contournées ou spiralées, contenant de nombreux noyaux et de nombreux chromatophores. La membrane est composée de deux parties inégales et d'un certain nombre de lamelles emboîtées que l'on peut mettre en évidence en gonflant la membrane par la potasse. Certaines formes sont libres, isolées,

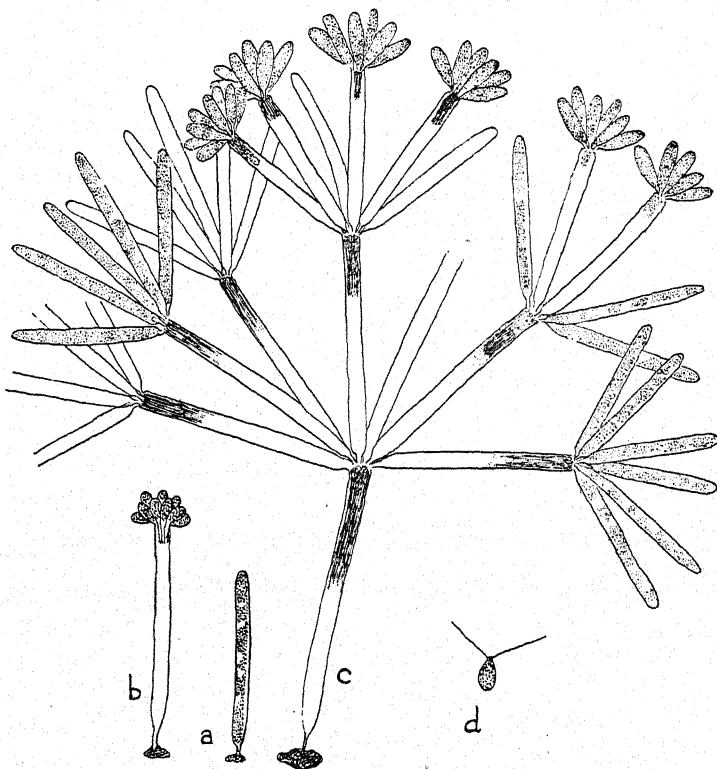


FIG. 106. — *Scidium arbuscula* d'après A. BRAUN (1855) : a., b. Premiers stades. — c. Colonie adulte,  $\times 540$ . — d. Zoospore,  $\times 720$ .

d'autres sont fixées et peuvent former une sorte d'arbuscule ramifié (*Ophiocytium* [*Scidium*] *arbuscula*) (fig. 106).

Il faut classer parmi les Hétérokontées, comme l'a montré surtout PASCHER (1915), deux Algues à thalle globuleux sphérique, d'un vert assez franc, l'une, *Botrydiopsis*, décrite par BORZI dans l'eau douce, l'autre, *Halosphaera viridis*, découverte par SCHMITZ à Naples dans le plancton marin.

Le *Botrydiopsis arhiza* Borzi est assez bien connu (fig. 107). Il se compose de cellules sphériques d'une couleur bien verte en général qui vivent

isolément parmi les plantes aquatiques ou même flottent librement. La membrane serait formée de deux parties inégales d'après PASCHER et elle contiendrait une assez forte proportion de silice.

Le protoplasme forme une couche pariétale, ainsi que de nombreux filaments anastomosés entre eux, reliant la région périphérique du protoplasme à la région périnucléaire au travers d'une grande vacuole qui occupe la majeure partie de la cellule. Le noyau est central dans les jeunes cellules et plus ou moins latéral dans les plus gros thalles. Il est dépourvu de nu-

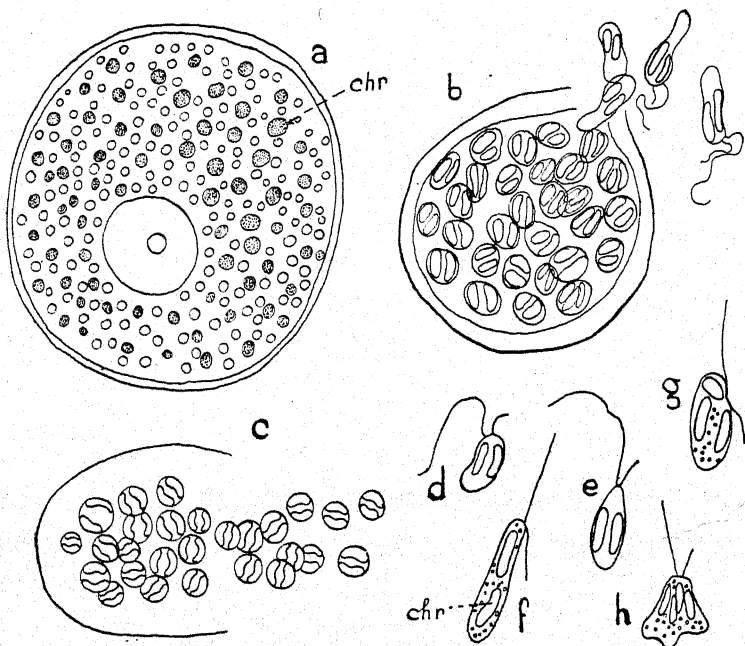


FIG. 107. — *Botrydiopsis arhiza* Borzi, Original,  $\times 1200$ . — a. Cellule isolée. — b. Zoosporange. — c. Formation d'aplanospores. — d., e., f., g., h. Zoospores : (d, e) après l'emploi d'un liquide fixateur ; (f, g, h) à l'état vivant.

cléole. Les chloroplastes sont nombreux, discoïdes ou de forme variée, allongée, polygonale, situés pour la plupart dans le protoplasme périphérique et aussi le long des travées de protoplasme internes ; ils sont accompagnés de petits globules de corps gras (fig. a, chr).

Cette Algue se cultive facilement soit dans un milieu minéral liquide où elle forme des zoospores et se développe en un voile à la surface, soit au-dessus d'un milieu solide formé par une solution incorporée à de l'agar.

La reproduction a lieu par zoospores ou par des spores immobiles (auto-spores) (fig. c, d). On connaît aussi la formation de cellules durables et de kystes à membrane ponctuée qui représentent probablement des zygotes (Pierre DANGEARD, 1925). BORZI a décrit autrefois la formation de gamètes

biciliés et leur conjugaison, mais ses observations paraissent très douteuses et n'ont pas été vérifiées plus tard.

Pour observer la formation de zoospores chez le *Botrydiopsis arhiza*, il suffit de transporter cette Algue d'un milieu solide où elle se développait, dans un milieu liquide. Au bout de 24 à 48 heures de nombreuses zoospores se sont formées et elles se sont dirigées du côté le plus éclairé des vases de culture.

Les zoospores ont une forme ovale allongée ; elles possèdent deux cils inégaux insérés à l'avant et deux chromatophores distincts (fig. d, e, f, g, h). Le corps de la zoospore, allongé en forme de fuseau pendant la nage, est susceptible durant les périodes d'arrêt de se déformer suivant des mouvements amiboïdes (fig. h). Les zoospores sont dépourvues de point rouge (stigma) Lorsqu'elle se fixent, elles s'arrondissent, s'entourent d'une membrane, s'accroissent et multiplient leurs chromatophores tout en conservant la forme sphérique.

Les zoosporanges se forment par division du contenu d'une cellule lorsque les conditions extérieures s'y prêtent. Suivant la taille de cette cellule le nombre des zoospores formées est variable ; le plus souvent il se forme 32 zoospores qui sont mises en liberté par gélicification d'une partie de la paroi du sporange (fig. b).

Dans les cultures en milieu liquide apparaissent, au bout d'un certain temps, des kystes sphériques à membrane épaisse et ponctuée qui renferment deux noyaux ; ce sont probablement des zygotes nées de la fusion de gamètes mobiles, mais, jusqu'ici, la fécondation n'a pas été observée avec certitude. Les observations de BORZI sur la fusion de gamètes mobiles à flagellums égaux semblent très douteuses. Les kystes ponctués germent par ouverture de la coque en deux valves hémisphériques égales et donnent naissance à un jeune thalle immobile de *Botrydiopsis*.

L'Algue planctonique connue depuis SCHMITZ sous le nom d'*Halosphaera viridis* est répandue à la surface de presque toutes les mers du globe. En Méditerranée, elle s'observe en hiver dans les eaux de surface, où elle est plus rare pendant l'été. C'est au contraire durant la saison chaude qu'elle se rencontre dans l'Atlantique nord jusque sur les côtes de Norvège, d'Islande et du Groenland. Cette Algue présente une grande analogie avec le *Botrydiopsis* avec lequel PASCHER serait disposé à la réunir dans un même genre ; elle forme des sphères, colorées en vert pâle, qui atteignent 1/2 millimètre de diamètre et sont par conséquent facilement visibles à l'œil nu (fig. 108 a).

Chez les plus petits exemplaires, le noyau est central et il se relie à la couche pariétale de protoplasme par des trabécules anastomosés en réseau ; les chloroplastes sont très petits, superficiels, accompagnés de globules réfringents. Dans les grosses sphères, par contre, le noyau est toujours pariétal (fig. n) et le centre des cellules est occupé par une large vacuole que ne traverse aucun filament protoplasmique.

La formation des zoospores a lieu comme chez les *Botrydiopsis*. Récem-

ment (1932) nous avons montré que les zoospores vivantes étaient pourvues de deux cils inégaux (fig. b, c). L'abondance des corps gras et l'absence d'amidon chez les *Halosphaera* viennent s'ajouter aux autres caractères pour jus-

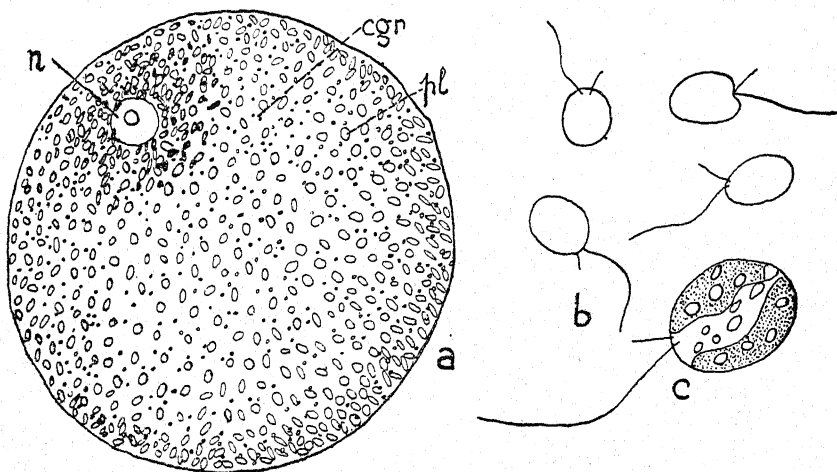


Fig. 108. — *Halosphaera viridis* Schmitz : a. Individu végétatif,  $\times 600$  : (pl) plastes ; (cgr) corps gras ; (n) noyau. — b. Zoospores,  $\times 600$ . — c. Zoospore,  $\times 1.200$ . Original.

tifier la position systématique de cette Algue parmi les Hétérokontées. Des aplanospores ont été décrites par CLEVE, mais leur mode de formation et leur destinée reste obscure de sorte que le cycle évolutif de l'*Halosphaera viridis* est certainement connu d'une manière encore très incomplète.

#### HÉTÉROKONTÉES FILAMENTEUSES (Hétérotrichales).

Les Hétérokontées filamenteuses sont représentées surtout par le genre *Tribonema* (fig. 109) qui correspond en partie aux Conferves des anciens Algologues. Ce sont des Algues très communes dans les eaux douces où elles se développent fréquemment en masses compactes : elles ressemblent extérieurement aux *Ulothrix* et surtout aux *Microspora* qui sont des Chlorophyées. On en connaît de nombreuses espèces.

Les cellules de *Tribonema bombycina* (Ag.) Lagerh. possèdent plusieurs chromatophores pariétaux. La membrane se distingue de celle des autres Algues filamenteuses, par sa constitution toute spéciale : elle est formée en effet de deux moitiés qui s'emboîtent l'une dans l'autre vers le milieu de la cellule. Au niveau de la cloison cellulaire transversale, les deux moitiés de membrane appartenant à deux cellules voisines sont soudées fortement ensemble, tandis que la jonction est moins intime dans la région intermédiaire. Il en résulte que les filaments de *Tribonema* se rompent facilement

en plusieurs pièces en forme d'H par séparation des membranes qui sont faiblement soudées entre elles vers le milieu de la cellule.

La division cellulaire se produit de telle sorte qu'une nouvelle cloison se forme à laquelle s'adjoignent bientôt deux demi-cylindres, de façon à constituer une nouvelle pièce en forme d'H. Celle-ci s'accroissant, repousse les membranes anciennes de part et d'autre de façon à venir s'intercaler entre elles (fig. 100, a, b, c).

La reproduction a lieu par zoospores nées en petit nombre à l'intérieur des cellules-mères (fig. c, d). Souvent il ne se produit qu'une seule zoospore par cellule qui s'échappe à la suite de la rupture du filament. Dans certaines conditions, des aplanospores sont formées en place de zoospores.

La structure cénocytique se rencontre également chez les Hétérokontées, où elle a comme représentant une Algue terrestre fort intéressante le *Botrydium granulatum* Rost. et W. (fig. 110).

Connu depuis longtemps et nommé *Ulva granulata* par LINNÉ, le *Botrydium* forme des vésicules de couleur verte ayant 1 ou 2 millimètres de diamètre, vivant sur le sol humide où elles s'implantent par des rhizoïdes incolores ramifiés abondamment. Cette Algue vit le plus souvent en sociétés nombreuses d'individus groupés côte à côte, sur la berge des fleuves, sur la terre humide des champs et des jardins. Ce sont les bords inondés des fleuves qui, constituent son habitat le plus fréquent et l'apparition de cette Algue coïncide souvent avec le moment où la surface se dessèche et où apparaissent des fentes de retrait.

Le thalle est continu et comprend une couche protoplasmique pariétale située au-dessous de la membrane avec de nombreux noyaux et de nombreux chromatophores et une grande vacuole centrale occupée par le suc cellulaire.

Sous l'influence de la sécheresse, le *Botrydium* sécrète du calcaire sous forme de granules à la surface de sa membrane. Si le thalle vient au contraire à être immergé, il produit des zoospores en très grand nombre : celles-ci

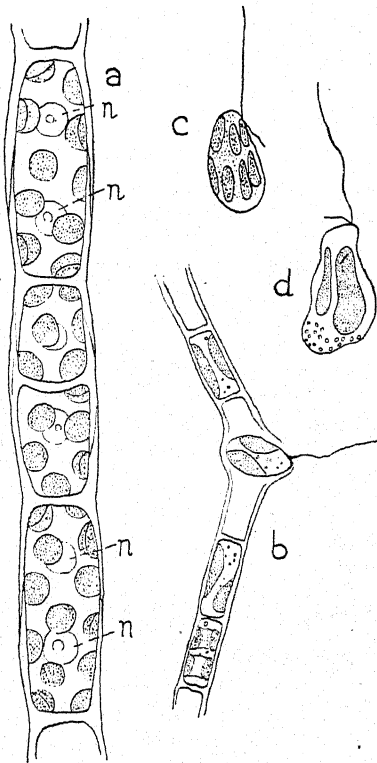


FIG. 109. — a. *Conferva* (*Tribonema*) *bombycina*,  $\times 630$  d'après GAY (1891) : (n. noyau. — b. *Conferva minor* Klebs. Sortie d'une zoospore,  $\times 900$ , d'après KLEBS (1896) (le grand cil de la zoospore est seul figuré). — c. Zoospore de *C. bombycina* d'après BOHLIN (1899). — d. Zoospore amiboïde de *Conferva* d'après GEITLER, tiré de PASCHER (1925).

ont tout d'abord été décrites comme mono-flagellées, mais il résulte d'observations plus récentes de KOLKVITZ (1926), qu'elles possèdent deux cils inégaux, le petit flagellum étant passé inaperçu tout d'abord, à cause de sa taille très réduite : il est en effet huit fois plus court que le grand flagellum (fig. 110 c).

Lorsque le milieu où vit le *Botrydium* se dessèche, le protoplasme con-

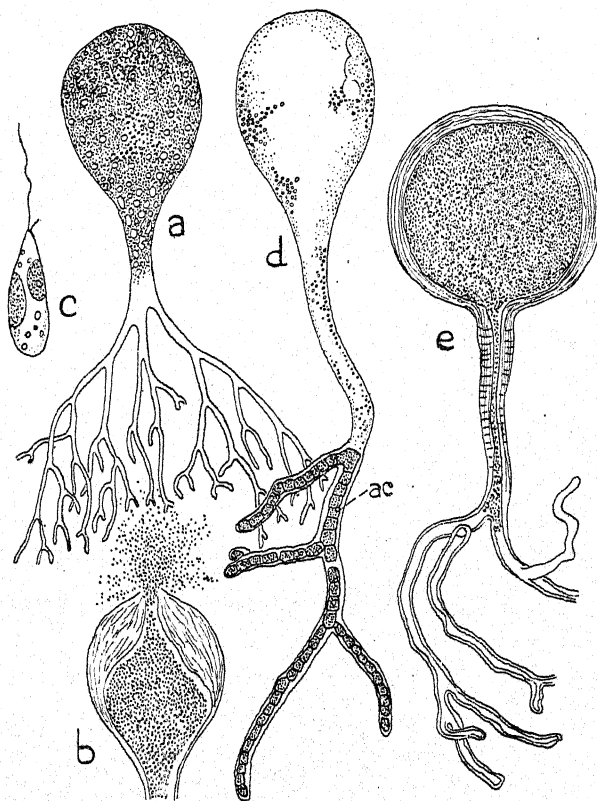


FIG. 110. — a., b., c., d. *Botrydium vulgare* : (a) thalle végétatif ; (b) mise en liberté des zoospores ; (c) zoospore,  $\times 900$  ; (d) formation des kystes (acinètes) dans les rhizoïdes. — e. *Botrydium Walrothii* d'après ROSTAFINSKI et WORONIN ; (fig. c) zoospore de *Botrydium* d'après KOLKVITZ (1926).

tenu dans la partie aérienne du thalle, c'est-à-dire dans la vésicule, émigre à peu près totalement dans les rhizoïdes souterrains, où il se concentre et se divise en articles qui s'entourent d'une épaisse membrane (fig. d, ac). Il se produit ainsi des acinètes capables de durer longtemps et qui germent au retour des conditions favorables.

Le *Botrydium*, par sa structure et son genre de vie, présente le cas rare d'une Algue adaptée à la vie terrestre. La nature siphonnée de son thalle

peut être mise en parallèle avec celle des Chlorophycées du groupe des Siphonées comme les Vauchéries par exemple, ou mieux encore les *Halicystis*.

Nous empruntons aux travaux bien connus de PASCHER sur ce sujet (1925), le tableau suivant qui met bien en évidence les rapports entre les différentes formes des Hétérokontées et des Chlorophycées. Le groupe des Rhizochloridales, auquel appartient le genre *Myxochloris* n'y figure pas, car il n'a pas son équivalent parmi les Chlorophycées.

**Hétérokontées****Hétérochloridales**

*Heterochloris*.

**Hétérocapsales**

*Leeuwenia*

*Dictyosphaeriopsis*

*Mischococcus*

**Hétérococcales**

*Pleurochloris*

*Botrydiopsis*

*Halosphaera*

*Chlorobotrys*

*Pseudotetraedron*

*Characiopsis*

*Ophiocytium*

*Centritractus*

*Sciadium*

*Botryococcus*

*Stichogloea*

*Chlorocloster*

**Hétérotrichales**

*Tribonema*

*Heterococcus*

*Bumilleria*

*Neonema*

**Hétérosiphonales**

*Botrydium*

**Chlorophycées****Volvocales**

*Chlamydomonas*

**Tétraspores**

*Tetraspora*

*Gloeococcus*

*Chlorodendron*

*Prasinocladus*

**Protococcales**

*Chlorococcum*

*Eremosphaera*

*Chlorella*

*Tetraedron*

*Characium*

*Tetraedron* Sect.

*Closteridium*

*Actidesmium*

*Dictyosphaerium*

*Raphidium*

*Keratococcus*

**Ulothricales**

*Ulothrix*

*Stigeoclonium*

*Binuclearia*

*Hormospora*

**Siphonales**

*Halicystis*

**BIBLIOGRAPHIE**

BORZI (A.). — *Studi algologici*, vol. III, p. 169-184 (Palerme, 1895.)

CHADEFAUD (M.). — Observations cytologiques sur les Confervacées (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 70, p. 358-366, 1930).

CHODAT (R.). — Monographies d'Algues en culture pure (*Mat. flor. crypt. Suisse*, t. 4, fasc. 2, Bern. 1913).

- DANGEARD (Pierre). — Une Algue verte peu connue appartenant au genre *Botrydiopsis* Borzi (« *Nuova Notarisia* », 36, p. 123-129, 1925).
- GAVAUDAN (P.). — Quelques remarques sur *Chlorochromonas polymorpha* sp. nov. (*Le Botaniste*, XXIII, fasc. III-IV, p. 277, pl. 21-23, 1931).
- Notes sur l'*Halosphaera viridis* (*Le Botaniste*, XXIV, 1922).
- GEITLER (L.). — Neue Gattungen und Arten der Dinophyceen, Heterokonten und Chrysophyceen (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 63, p. 67-83, 1928).
- Über das Auftreten von Karotin bei Algen und die Abgrenzung der Heterokonten (*Österr. bot. Zeitschr.*, 79, p. 318, 1930).
- KOLKWITZ (R.). — Zur Ökologie und Systematik von *Botrydium granulatum* (L.) Gren. (*Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, p. 533-540, 1926).
- KORSHIKOV (A.). — On the occurrence of pyrenoids in Heterocontae (*Beih. z. Bot. Centralbl.*, 46, I, p. 470-478, 2 fig., 1930).
- PASCHER (A.). — Über *Halosphaera* (*Ber. d. deutsch. botan. Gesell.*, Bd. 33, p. 488, 1915).
- Heterokonten in Susswasserflora, Bd. 11, p. 1-118, 1925.
- Zur Kenntnis der heterokonte Algen (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 69, p. 401-451, 1930).
- Amöboide, animalisch sich ernährende Entwickl. Stadien bei einer Alge (Hétérokonte) (*Jahrb. f. wissensch., Bot.* LXXIII, 1930).
- Über einen grünen, assimilationsfähigen plasmodialen Organismus in den Blättern von *Sphagnum* (*Arch. f. Protistenk.*, 72, 1930).
- Zur Kenntniss mariner Planktonten. I. *Meringosphaera* und ihre Verwandten (*Ibid.*, Bd. 77, Heft 2, p. 195-218, 1932).
- Über einige neue oder Kritische Heterokonten (*Ibid.*, 77, p. 305-359, 1932).
- POULTON (E.). — Etudes sur les Hétérokontes (*Thèse de l'Université de Genève*, n° 777, Sér. X, fasc. XI).
- ROSENBERG (M.). — Die geschlechtliche Fortpflanzung von *Botrydium granulatum* Grev. (*Österr. botan. Zeitschr. Jahrg.*, 79 Heft. 4 p. 289, 1930).
- SCHILLER (Jos.). — Die planktonischen Vegetationen des adriatischen Meeres. B. Chrysomonadinae; Heterokontae, Cryptomonadinae, Eugleninae, Volvocales (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 53, p. 59, 124, 1926).
- VLK (W.). — Über die Struktur der Heterokontengeisseln *Beih. Bot. (Zentralbl.* 47, p. 214-220, 1931).

## CHAPITRE VIII

# CHLOROPHYCÉES

---

### Classification.

La classification des Chlorophycées, ou Algues vertes, est envisagée assez différemment suivant les auteurs. En 1890 WILLE adoptait la division en *Protococcoideae*, *Conjervoidae* et *Siphoneae*. CHODAT (1902) distingue les Euchlorophycées, les Conjuguées et les Siphonées. Un système qui a marqué un grand progrès est celui proposé par WEST en 1916. Ce dernier se fonde sur les caractères des cils présentés par les zoospores pour distinguer les groupes suivants :

- I. Isokontées (zoospores à cils égaux).
- II. Akontées (pas de zoospores).
- III. Stephanokontées (zoospores présentant une couronne de cils).
- IV. Hétérokontées (zoospores à cils inégaux).

Ce classement est suivi par G. HAMEL dans ses Chlorophycées des côtes françaises (*Rev. Algol.*, v. p. 1-54, 1930).

En 1927, FRITSCH a modifié profondément l'arrangement précédent en supprimant le groupe des *Stephanokontées* et celui des *Akontées* pour les rattacher l'un et l'autre aux Isokontées. D'autre part les *Hétérokontées* forment une classe particulière en dehors des Chlorophycées.

OLTMANNs dans son traité (1922) divise les Chlorophycées en *Volvocales*, *Protococcales*, *Ulothricales*, *Siphonocladales*, *Siphonales*. Le trait principal de l'ordre suivi, c'est que les Conjuguées n'y figurent pas dans les Chlorophycées; elles sont classées à part, au voisinage des Diatomées, mais ce rapprochement ne paraît pas justifié aujourd'hui. Les affinités doivent être plutôt recherchées par la constitution chimique des organismes et les Conjuguées, produisant de l'amidon et possédant des plastes verts, sont plus voisines des Chlorophycées que des Diatomées, malgré qu'elles aient avec ces dernières une certaine analogie (toute superficielle d'ailleurs), dans le mode de reproduction. Les Diatomées sont des *diplontes*, tandis que les Conjuguées sont des *haplobiontes* haploïdes typiques.

Dans la deuxième édition des *Pflanzenfamilien*, PRINZ (1927) comprend les Chlorophycées dans un sens très large, y faisant entrer non seulement les Conjuguées, mais encore les Hétérokontées et les Characées. Les Chlo-

rophycées proprement dites qu'il nomme *Euchlorophycées* sont divisées en quatre classes : *Protococcales*, *Chaetophorales*, *Siphonocladales*, *Siphonales*.

Nous adopterons ici la division suivante des Chlorophycées qui correspond, à peu près, à celle adoptée par PASCHER (1930).

- I. *Volvocales*. Type flagellé dominant.
- II. *Protococcales*. Type cellulaire immobile (protococcoïde).
- III. *Ulothricales*. Type filamenteux, ou de nature plus compliquée (lames, etc.) ; thalle formé de cellules uninucléées.
- IV. *Siphonocladales*. Thalle formé d'articles plurinucléés (très rarement uninucléés).
- V. *Siphonales*. Thalle continu, à structure cénocytique, non cloisonné.
- VI. *Conjugales*. Reproduction par conjugaison ; pas de zoospores.

## I. — VOLVOCALES ou PHYTOMONADINÉES

Ce groupe comprend des Algues unicellulaires ou présentant l'organisation coloniale, mobiles normalement au moyen de flagellums (Polyblépharidées, Chlamydomonadinées, Volvocacées) ; il s'y rattache également des formes immobiles à thalle palmelloïde ou fixé (Tétrasporeacées, Chlorodendracées).

### 1. POLYBLÉPHARIDÉES

Les Polyblépharidées ont pour chef de file le *Polyblepharides singularis* décrit par P.-A. DANGEARD dont le nombre de flagellums est variable (5-8). La famille des Polyblépharidées fut créée par DANGEARD en 1889. La plupart des représentants de cette famille ont 4 ou 2 flagellums : ce sont les *Pyramidomonas* (fig. a, b), *Chloraster*, *Spermatozopsis* (fig. 111, e, f), *Stephanoptera* (fig. 8).

Les Polyblépharidées possèdent le type flagellé primitif, avec ses principales caractéristiques : absence de membrane différenciée, multiplication par simple division longitudinale (fig. 111, b, f) ; faculté même de la nutrition animale (genre *Collodictyon*) ; la métabolie du corps (*Korschikoffia*, *Dangeardinella*) (fig. 112).

Quelques représentants de ce genre peuvent se présenter normalement (*Raciborskiella*), ou occasionnellement, à l'état de petites colonies plus ou moins bien définies (fig. 112, c).

Les *Dunaliella* (fig. 118) sont placées également par quelques auteurs parmi les Polyblépharidées. Ces organismes se rencontrent dans les eaux chargées en sel marin (salines, chotts, etc.) d'où le nom de *D. salina* donné à la principale espèce. On en connaît une forme colorée en rouge qui a frappé depuis

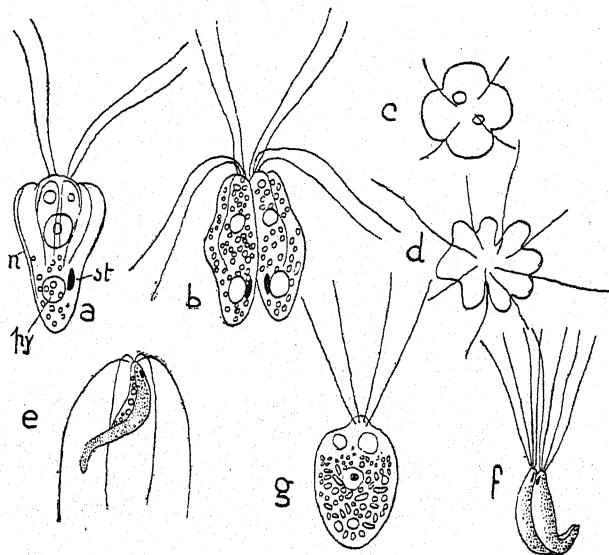


FIG. 111. — *Pyramidomonas tetra-rhynchus* Schmarda d'après DILL (1895). — a. Etat végétatif. — b. Division. — c. Individu observé par la partie antérieure. — d. Individu en division vu par la partie antérieure (4 cils plus petits sont de nouvelle formation). — e., f. *Spermatozopsis exsultans* Korsch. d'après KORSCHIKOFF (1913) : (e) individu végétatif ; (f) division. — g. *Polytomella agilis* Aragao, d'après ARAGAO, tiré de PASCHER (1927).

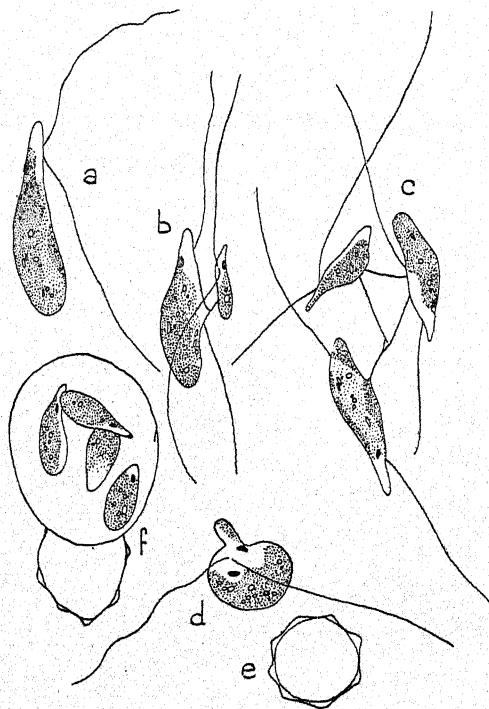


FIG. 112. — *Dangeardinaella saltatrix* Pascher : a. Individu végétatif. — b. Division inégale. — c. Colonie de petite taille. — d. Copulation. — e. Zygote. — f. Germination de la zygote, d'après PASCHER (1930).

longtemps les observateurs, parce qu'elle colore souvent en masse les bassins des marais salants où le sel se concentre.

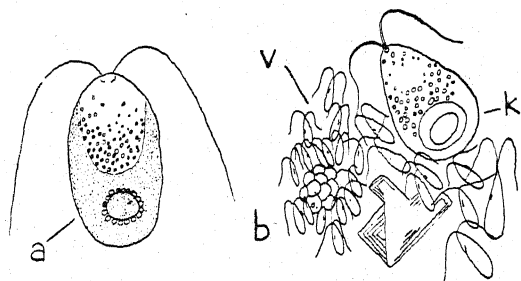


FIG. 113. — *Dunaliella salina* : a. Individu coloré par de l'hématochrome d'après TEODORESCO (1905). — b. Forme rouge de grande taille (k) et nombreux individus verts de petite taille (v) dans l'eau salée sursaturée, d'après A. LABBÉ (1925).

Les *Polytomella* sont des Polyblépharidées incolores qui représentent dans ce groupe ce que sont les *Polytoma* chez les Chlamydomonadinées.

## 2. CHLAMYDOMONADINÉES

Les Chlamydomonadinées sont les plus connues des Volvocales unicellulaires, mobiles. Ce sont des Algues flagellées d'une belle coloration verte dont le type peut être pris parmi les *Chlamydomonas* qui se rencontrent

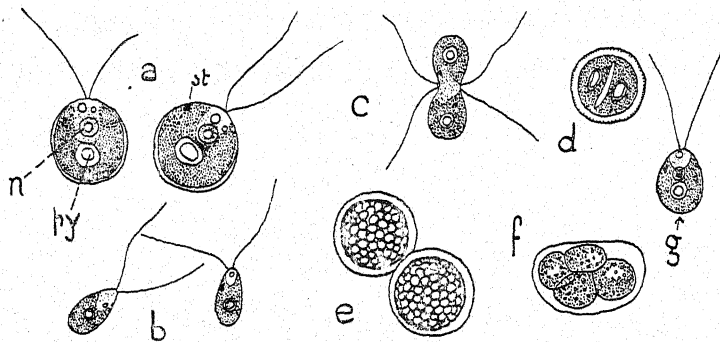


FIG. 114. — *Chlamydomonas Reinhardi* P. A. Dangeard d'après GOROSCHAN-KIN (1891) a. Deux individus à l'état végétatif. — b. Deux gamètes. — c. Copulation. — d. Jeune zygote. — e. Deux zygotes mûres. — f. Germination de la zygote donnant 4 individus. — g. Individu provenant d'une zygote.

en abondance dans les mares d'eau douce, riches en matières organiques.

Les *Chlamydomonas* (fig. 114) ont deux flagellums insérés à l'avant du corps et ils sont entourés d'une enveloppe cellulosique assez résistante, en tout cas non déformable, ce qui les distingue des *Polyblépharidées* décrites précédemment. Le chromatophore est très variable de forme ; le plus sou-

vent il est en forme de coupe dans la concavité de laquelle se trouve logé le noyau et une partie importante du protoplasme (fig. 114, *n*). Des 'granulations appartenant au vacuome et de nature chimique mal connue se colorent vitale-ment avec facilité au moyen de rouge neutre et sont abondantes surtout dans le protoplasme périnucléaire. Près de la base des flagellums s'observent deux vacuoles contractiles qui peuvent également fixer les colorants vitaux (fig. 2, *vp*).

Les principaux travaux sur les *Chlamydomonas* sont ceux de P.-A. DANGEARD (1889-1899), de DILL (1895), GOROSCHANKIN (1891), PASCHER (1925-1932) qui a décrit un nombre considérable d'espèces. La division du noyau a lieu par caryocinèse comme l'a montré DANGEARD dès 1899.

La reproduction chez les *Chlamydomonas* a lieu par des zoospores ou par des œufs. Les gamètes se forment comme des zoospores, mais les divisions du gamétange sont généralement poussées plus avant que celles du zoosporange. La première division est longitudinale, rarement transversale. Il y a isogamie ou anisogamie suivant les espèces : c'est ainsi que les gamètes sont semblables chez le *Chlamydomonas Reinhardi* (fig. 114) et le *C. ovata* ; ils sont plus ou moins inégaux chez les *C. media*, *C. Ehrenbergii*, *C. Braunii*

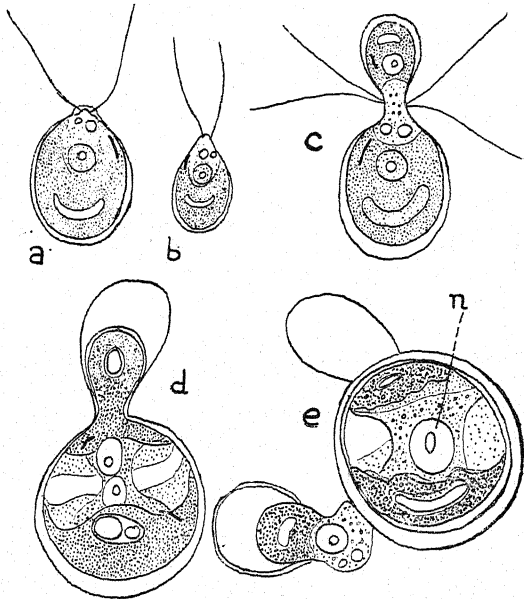


FIG. 115. — *Chlamydomonas Braunii* Gorosch. d'après GOROSCHANKIN (1890) : a. Macrogame. — b. Microgame. — c. Début de la copulation hétérogamète,  $\times 675$ . — d. Suite du phénomène : les noyaux sexuels sont au contact,  $\times 900$ . — e. Zygote avec noyau double de fécondation (*n*) ; en bas un gamète mâle inutilisé.

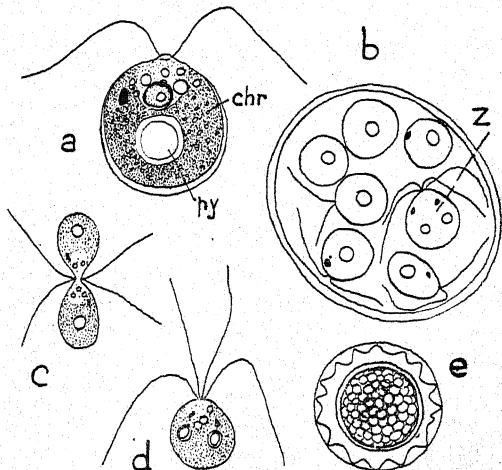


FIG. 116. — *Chlamydomonas Pertyi* Gorosch. d'après GOROSCHANKIN (1891) : a. Individu végétatif montrant le noyau, les tigmas et plusieurs vacuoles pulsatiles. — b. Gamétange renfermant 6 gamètes et une ? planozygote. — c. Début de la copulation des isogamètes. — d. Planozygote. — e. Zygote mûre.

(fig. 115), *C. cingulata*. Le gamète femelle enfin est immobile chez le *C. cocifera* (oogamie).

La copulation se produit tout d'abord dans la région ciliaire sur des gamètes opposés deux à deux (cas le plus général) ou rapprochés latéralement (*C. ovata*). Le résultat de la fusion est la production d'une zygote qui s'arrondit, s'entoure d'une membrane épaisse, soit lisse et formée de lamelles concentriques (*C. Steinii*), soit plus ou moins irrégulière (*C. Ehrenbergii*). Les zygotes accumulent des réserves et prennent souvent une coloration rougeâtre. Elles germent souvent en produisant 4 zoospores formées

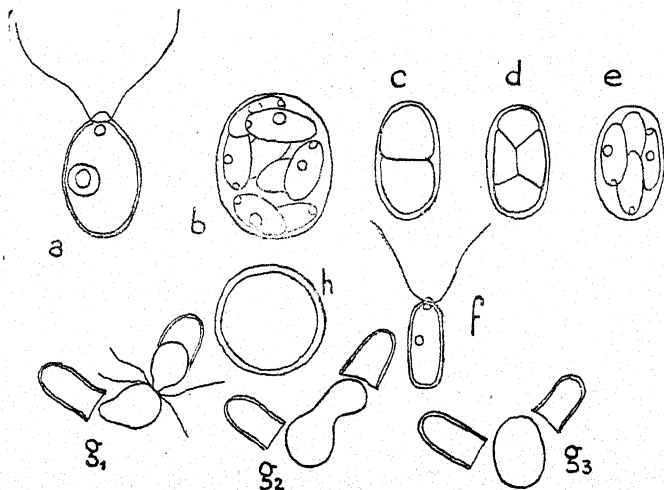


FIG. 117. — *Chlamydomonas media*,  $\times 1,000$ , d'après KLEBS (1896) : a. Individu végétatif. — b. Sporangie de 8 cellules. — c., d., e. Stades successifs de la division aboutissant à un sporangie de 4 cellules. — f. Gamète. — g. Stades successifs de la copulation après abandon des enveloppes. — h. Zygote.

par deux divisions réductrices (fig. 114, f). Les Chlamydomonadinées, comme beaucoup d'autres Algues inférieures sont donc des *haplobiontes*.

Certains *Chlamydomonas* vivent sur la neige fondante qu'ils colorent en rouge parce que, dans ce cas, la chlorophylle est masquée par un pigment étranger l'hématochrome : ces cas de neige rouge sont dus aux *Chlamydomonas nivalis*, *C. antarctica*, *C. sanguinea*, qui s'observent surtout à l'état de cellules immobiles se multipliant par autospores.

Les principaux genres voisins des *Chlamydomonas* sont les *Chlorogonium* (fig. 118, a) aux cellules fuselées, les *Brachiomonas* qui vivent au bord de la mer, dans l'eau polluée des cuvettes de rochers. Les *Carteria* sont très voisins des *Chlamydomonas*, mais ils possèdent quatre flagellums.

La membrane est mince, mais irrégulièrement lobée chez les *Lobomonas*. Les *Phacotus* et les *Pteromonas* sont enveloppés dans une véritable coque composée de deux valves (fig. 118, b, c).

Les Polytomées (fig. 2) sont des Chlamydomonadinées incolores, qui possèdent un leucoplaste (VOLKONSKY, 1930), au lieu d'un chromatophore

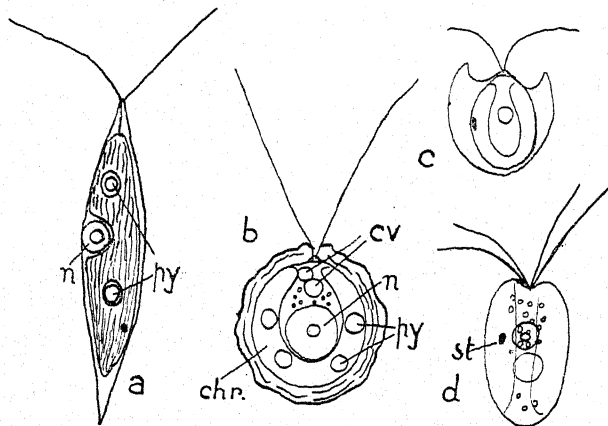


FIG. 118. — a. *Chlorogonium elongatum* Dangeard. — b. *Phacotus lenticularis* (Ehrenb.) Stein. — c. *Phacotus angulosus* Stein. — d. *Platymonas tetrahele*. Original.

coloré en vert (comme exemple le *Polytoma uvella*). Les *Hyalogonium* reproduisent, sous un état incolore, la forme et la structure des *Chlorogonium*. Malgré l'absence de chlorophylle, l'amidon se forme dans la cellule en grains parfois volumineux.

Aux Chlamydomonadinées se rattachent les Sphaerellacées avec le genre *Sphaerella* ou *Haematococcus* (fig. 119). L'*H. pluvialis* se développe dans les bassins dont il peut colorer l'eau en rouge sang, par suite de l'abondance des gouttelettes d'huile colorée (hématochrome) qui peuvent se former dans le protoplasme. Dans ce genre, le protoplasme est entouré d'une épaisse enveloppe dans laquelle il envoie de fins prolongements ramifiés.

Chez l'*Haematococcus Bütchlii* (fig. 119), BLOCHMANN (1886) a montré la copulation de gamètes légèrement dissemblables. Le *Stephanosphaera pluvialis* groupe normalement huit cellules qui possèdent chacune l'organisation d'un *Haematococcus*. Les petites colonies ainsi formées présentent déjà l'organisation qui est habituelle chez les Volvocacées.

3. Volvocacées. — Les Phytomonadinées cénobiales désignées sous le

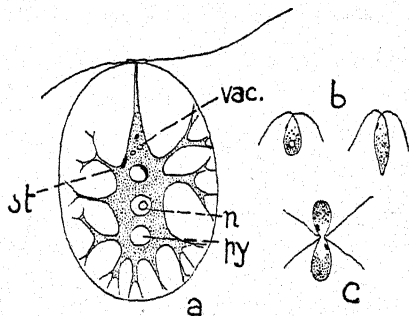


FIG. 119. — *Haematococcus Bütchlii* d'après BLOCHMANN (1886) : a. Individu végétatif,  $\times 540$  : (n) noyau ; (py) pyrénoloïde ; (vac) vacuoles contractiles ; (st) stigma. — b. Gamètes. — c. Copulation,  $\times 1.080$ .

nom de Volvocacées se composent de cellules mobiles, du type d'un *Chlamydomonas*, associées entre elles pour former une colonie plus ou moins bien individualisée, qu'on appelle un cénobe. La réunion des cellules entre elles se fait par l'intermédiaire, le plus souvent, d'une gelée épaisse que traversent les flagellums.

Le nombre des cellules qui prennent part à la constitution d'un cénobe est souvent déterminé et caractéristique. C'est ainsi que les *Gonium sociale* (fig. 4, p. 13) forment des colonies de 4 cellules, les *G. pectorale* (fig. 120) ont 16 cellules ainsi que les *Pandorina morum*. Les *Eudorina* (fig. 121) groupent 32 cellules et les *Pleodorina* (fig. 4), 64 ou 128 cellules. Les *Volvox* (fig. 123) se placent un peu à part, avec leurs cénobes volumineux composés d'un très grand nombre d'éléments (plus de 25.000 parfois).

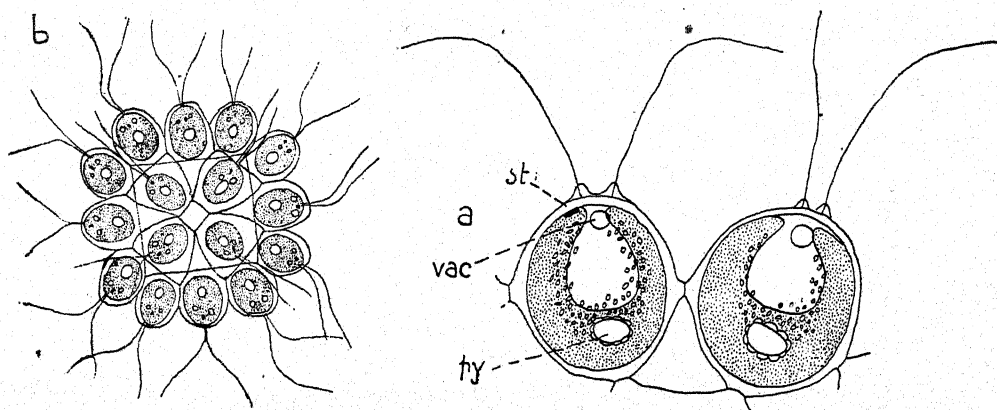


Fig. 120. — *Gonium pectorale* : b. Individu entier, d'après MIGULA (1890). — a. Deux cellules très grossies. Original.  $\times 1.200$  : (st) stigma ; (py) pyrénioïde ; (vac) vacuole contractile.

La forme des cénobes est très variable : en tablette (*Gonium pectorale*, *Platydorina*), oblongue (*Eudorina*) ou sensiblement sphérique (*Pandorina morum*, *Pleodorina*, *Volvox*).

Il est possible, la plupart du temps, de reconnaître un pôle antérieur et un pôle postérieur dans les colonies oblongues ou sphériques. Le premier est occupé par les cellules végétatives ordinaires, le second par des cellules susceptibles de se transformer en éléments reproducteurs. Cette distinction est surtout bien marquée chez les *Pleodorina* et chez les *Volvox*.

Les cellules chez le *Pandorina morum* sont groupées côte à côte au centre de la colonie et les flagellums, au nombre de deux par cellules, traversent une gelée épaisse avant de devenir libres. L'organisation cellulaire est sensiblement celle d'un *Chlamydomonas*.

Les *Eudorina* (fig. 121) ont leurs cellules disposées au contraire à la périphérie de la colonie, où elles sont assez régulièrement groupées en cinq cercles concentriques de quatre ou de huit cellules. Les colonies comprennent

32 cellules, plus rarement 16, qui, d'ordinaire, se distinguent très peu les unes des autres. Chez certains *Eudorina*, les quatre cellules du pôle antérieur sont nettement plus petites que les autres et elles ne prennent aucune part à la reproduction.

On connaît chez les *Eudorina* des colonies se reproduisant par voie asexuée, ou des colonies se reproduisant sexuellement. Chez l'*Eudorina elegans* toutes les cellules se transforment ainsi, soit en colonies-filles (reproduction asexuée), soit en œufs, soit en anthéridies. La zygote germe en divisant son contenu avec réduction chromatique, en quatre portions d'où résulte un seul individu flagellé ; le reste des produits de la division avorte (SCHREIBER) (voir à ce sujet p. 412, fig. 373).

Les *Pleodorina* (fig. 122) se distinguent des *Eudorina*, non seulement par

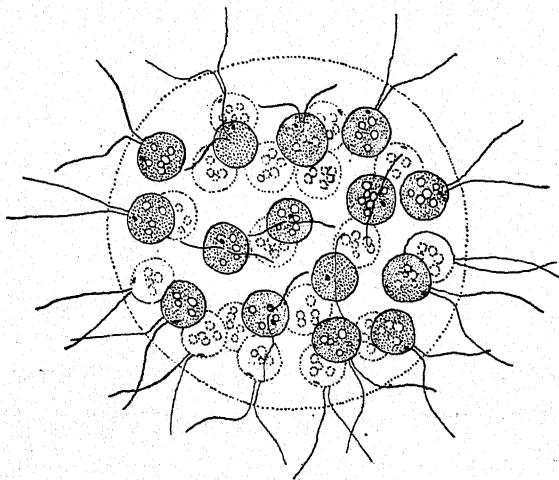


FIG. 121. — *Eudorina elegans* d'après SMITH G. M. (1920).

le nombre plus grand des individus de la colonie (128), mais par la différence de taille des cellules et par la différenciation d'une moitié des cellules, celles du pôle antérieur en cellules végétatives, celles du pôle postérieur en cellules génératives. Il y a ainsi un pôle stérile et un pôle fertile formé de plus grandes cellules que les autres (fig. 122, *an*, *po*).

On connaît chez les *Pleodorina*, comme chez les *Eudorina*, trois sortes de colonies : des colonies asexuées dont toutes les cellules du pôle postérieur donnent naissance par cloisonnement à des colonies-filles, des colonies femelles et des colonies mâles, dont toutes les cellules du pôle postérieur se transforment en œufs ou en anthéridies. Les anthérozoïdes sont allongés, faiblement colorés (fig. 122, *d*). La répartition du *Pleodorina californica* est assez curieuse, car cette Algue n'a été rencontrée jusqu'ici que dans l'Amérique du Nord et à Banyuls-sur-Mer, où elle a été observée et décrite en

détail par CHATTON (1911). Le *Pleodorina illinoisensis*, a été signalé récemment dans le plancton de la Seine (ALLORGE, 1931).

Le *Platydorina*, aux colonies aplaties en une lame, formée d'une seule assise de cellules dont les flagellums sont tournés tantôt d'un côté tantôt de l'autre, est exclusivement américain (*Platydorina illinoisensis* Kofoïd).

Les *Volvox* (fig. 123, 124) sont les plus connus et les plus remarquables des Phytomonadines coloniales. Il y en existe deux espèces principales : le *Volvox aureus* et le *V. globator*. Le *Volvox aureus* (fig. 123) a la plus petite taille (200 à 500  $\mu$  de diamètre) et il est aussi le plus commun. Les cénobes sont presque sphériques et se composent de 500 à 1.500 cellules ; ces colonies ont un pôle

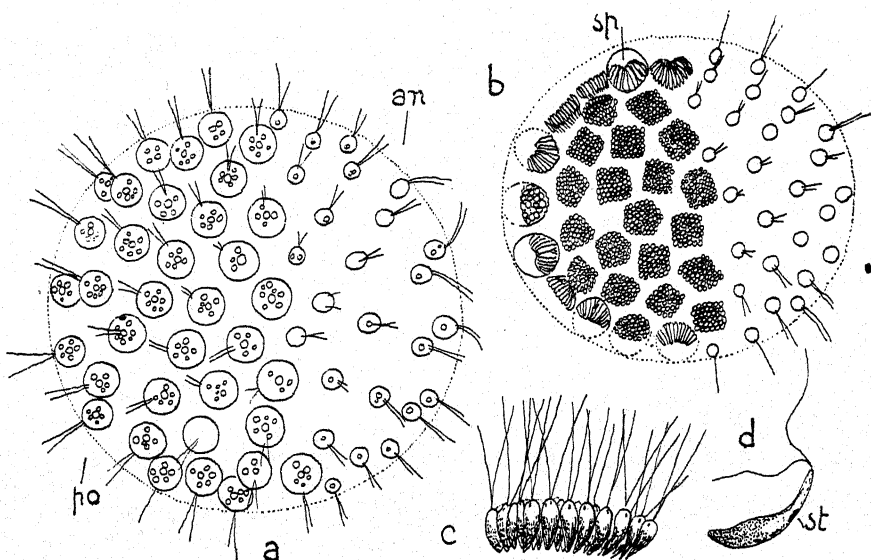


FIG. 122. — *Pleodorina californica* d'après CHATTON (1911) : a. Individu asexué ou femelle,  $\times 190$ . — b. Individu mâle contenant des gamétanges,  $\times 190$ . — c. Faisceau de gamètes mâles, libre,  $\times 650$ . — d. Gamète mâle,  $\times 875$ .

végétatif ou trophique et un pôle générateur et elles se déplacent le pôle trophique en avant.

Les cellules bi-ciliées (fig. d) occupent la périphérie du corps ; elles ont un contour arrondi et contiennent un chromatophore en forme de cloche avec pyrénoïde et un stigma ; elles sont réunies entre elles par des communications protoplasmiques en forme de fils très fins ; une abondante gelée s'étend d'une cellule à l'autre et cette gelée est fractionnée en territoires à contours hexagonaux correspondant à chaque élément. L'intérieur des cénobes est plus ou moins complètement rempli de gelée demi-fluide.

Les cellules du pôle antérieur se distinguent par la grosseur de leurs stigmas et ceux-ci diminuent de taille à mesure qu'on se rapproche du pôle postérieur. La position des stigmas dans la cellule varie suivant la place

occupée par cette cellule dans la colonie, de telle sorte qu'ils sont tous orientés vers l'avant.

La reproduction asexuée a lieu par *gonidies* (fig. 124, g) : on appelle ainsi certaines cellules du pôle générateur qui grossissent tout d'abord, puis se divisent un grand nombre de fois pour donner une jeune colonie. Les cloisonnements répétés donnent naissance au début à une petite sphère cellulaire creuse, ouverte d'un côté. A un moment donné, cette sphère subit un retournement (inversion), tel que la partie interne des cellules passe à l'extérieur et réciproquement.

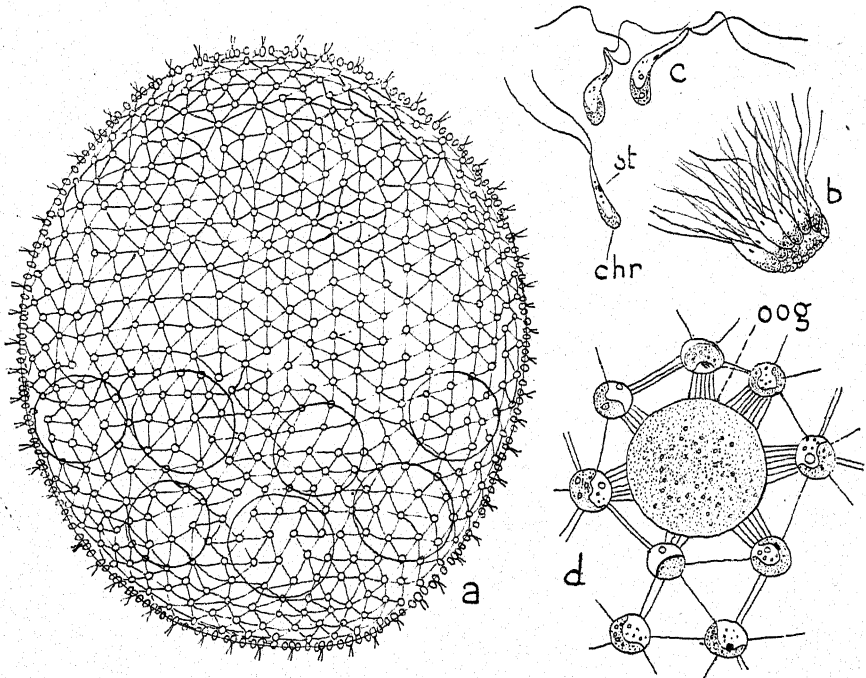


FIG. 123. — a. *Volvox aureus* Ehr. contenant 7 cellules-filles,  $\times 240$ , d'après SMITH G. M. (1920). — b. Faisceau de gamètes mâles, libres,  $\times 620$ . — c. Gamètes mâles libres,  $\times 740$  : (st) stigma ; (chr) chromatophore. — d. Portion de la surface d'un individu femelle montrant un oogone jeune (oog) et des cellules végétatives, d'après KLEIN (1889).

Les colonies-filles, formées au nombre de 4 à 10, apparaissent à l'intérieur de la colonie-mère comme des sphères très colorées en vert, parce que leurs cellules sont encore très rapprochées les unes des autres et très riches en chlorophylle (fig. 123, a). Bientôt elles se détachent et deviennent libres à l'intérieur de la colonie-mère, où elles se meuvent quelque temps avant de perforer la paroi pour conquérir leur liberté complète.

La reproduction sexuée a lieu par *oogamie*. Le *V. aureus* est dioïque et l'on connaît des colonies mâles et des colonies femelles. Dans les premières,

certaines cellules de la colonie s'élargissent, se divisent et constituent des anthéridies ; les anthérozoïdes formés sont colorés : ils sont assez petits, allongés (environ  $10\ \mu$  de long sur  $2-3\ \mu$  de large) et ils se meuvent au moyen de deux flagellums (fig. 123 c).

Sur d'autres colonies se forment des œufs. Certaines cellules au pôle

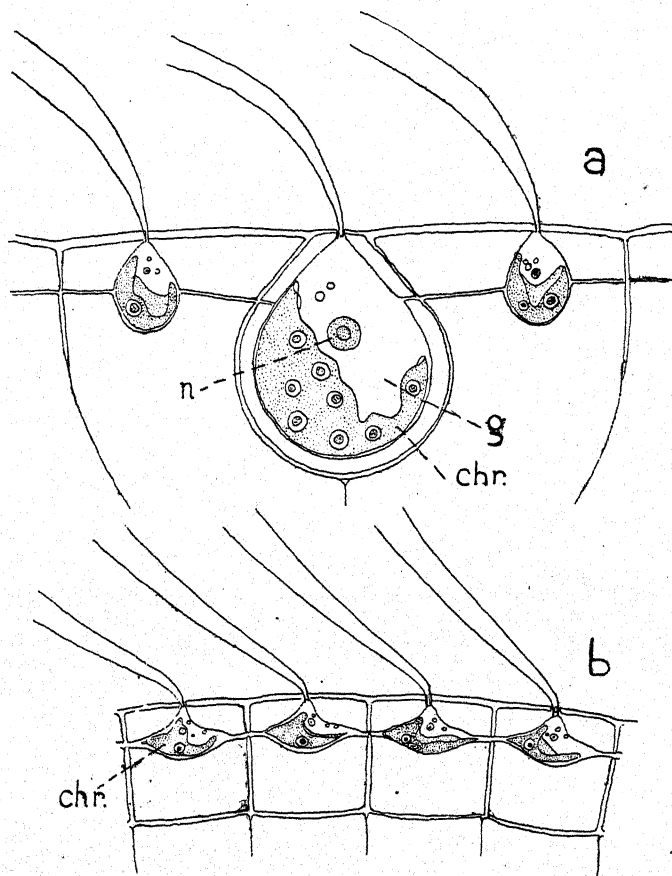


FIG. 124. — a. *Volvox aureus* Ehr.,  $\times 1.500$ , portion d'une coupe dans la périphérie d'un cénobe : (g) gonidie,  $\times 1500$ . — b. *Volvox globator* dans les mêmes conditions,  $\times 1.500$ , d'après Ch. JANET (1922) : (n) noyau ; (chr) chromatophore.

générateur de la colonie se différencient et deviennent des gamètes femelles ou oosphères (fig. d, oog). Après fécondation, les œufs formés mûrissent, prennent une couleur rouge-brun ; ils ont une membrane épaisse, mais qui reste lisse. La réduction chromatique se produit à la germination de l'œuf (fig. 373 j, k) qui, à ce moment-là, se cloisonne pour donner naissance à une nouvelle colonie (ZIMMERMANN, 1921).

Le *Volvox globator* (fig. 124, b) est plus rare que l'espèce précédente ; les

cénobes atteignent 600 ou 800  $\mu$  de diamètre et peuvent se composer de 1.500 à 20.000 cellules. Ces dernières ont une forme étoilée, et elles sont réunies ensemble par des prolongements protoplasmiques assez larges. Ce *Volvox* est monoïque et les colonies sexuées sont à la fois mâles et femelles. Les œufs mûrs sont entourés d'une épaisse membrane armée de piquants plus ou moins marqués. Les anthérozoïdes sont très petits (5 à 6  $\mu$  de long), et leur chromatophore est presque entièrement décoloré.

On connaît d'assez nombreuses espèces de *Volvox* provenant des pays les plus divers.

#### 4. PALMELLACÉES

Ce sont des Algues dont les cellules sont associées en colonies gélatineuses. Chaque cellule présente une organisation analogue à celle d'une Chlamydomonadinée, en particulier un chromatophore en forme de cloche. On connaît, chez la plupart de ces Algues, la formation de zoospores à deux flagellums (fig. 125) et, plus rarement, la formation de gamètes avec production

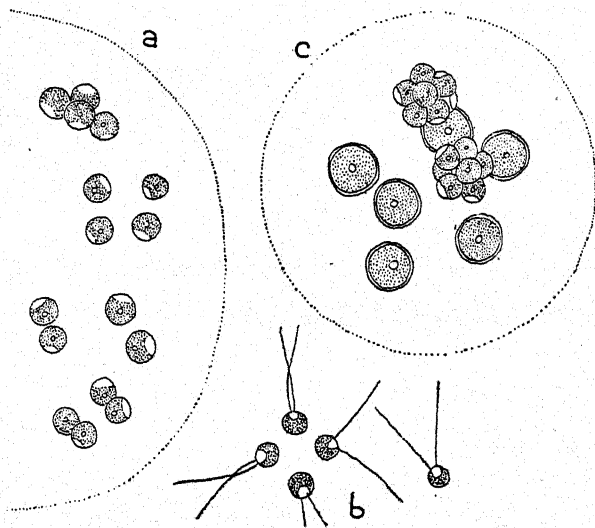


FIG. 125. — a. *Tetraspora lacustris*. — b. Zoospores du même,  $\times 400$ . — c. *Sphaerocystis Schroeteri*,  $\times 750$ , d'après SMITH G. M. (1920).

d'œufs isogames, par exemple chez le *Tetraspora lubrica* (GEITLER, 1931).

Les *Palmella* forment de petites masses muqueuses, vivant, sur la terre ou dans l'eau (*P. miniata*, *P. hyalina*). Le *Sphaerocystis Schröteri* (fig. 125, c) est une Algue assez caractéristique du plancton d'eau douce. Les *Coccomyxa* renferment des espèces qui rentrent dans la constitution de certains Lichens de la famille des Peltigeracées (*Solorina*). Les *Gloeocystis* se distinguent par la structure du mucilage, qui est stratifié et forme des couches successives autour de chaque cellule.

Chez les *Tetraspora* (fig. 125, a) les cellules sont distinctement groupées par

4 à l'intérieur d'une gelée commune et chaque cellule possède deux prolongements protoplasmiques, qui les relient à la périphérie et qui sont connus sous le nom de pseudo-cils. Ces Algues se développent dans les sources où elles peuvent former de petites masses irrégulières colorées en vert vif. Les *Schizochlamys* sont très voisins.

## II. — PROTOCOCCALES (Chlorococcales).

Les Protococcales groupent des Algues en apparence très différentes les unes des autres. Leur caractère commun le plus important est tiré de leur organisation qui est unicellulaire (cellules isolées) ou coloniale, mais jamais filamenteuse. Les Protococcales diffèrent surtout des Volvocales par leur état végétatif normalement immobile et, c'est au moment de la reproduction seulement, que des zoospores mobiles peuvent se former.

L'organisation cellulaire diffère de celle des Chlamydomonadinées par l'absence, presque générale, de stigmas et de vacuoles contractiles qui sont les attributs des formes mobiles et se retrouvent seulement dans les zoospores. Les chromatophores sont assez variables, mais la forme la plus fréquente est celle d'une cloche, d'une sphère ouverte seulement d'un côté, ou encore d'une plaque pariétale.

Les Protococcacées sont encore souvent désignées sous le nom de Chlorococcacées, d'après le nom du genre *Chlorococcum*.

Deux séries peuvent être distinguées dans ce groupe : les *Zoosporinées* et les *Autosporinées*. Les premières se reproduisent par zoospores et par gamètes mobiles à deux cils égaux. Les secondes se multiplient par des spores immobiles qui présentent le plus souvent, avant leur sortie du sporange, l'organisation de la cellule-mère qui leur a donné naissance : ce sont donc des *autospores*.

### 1. ZOOSPORINÉES

Les plus simples des Zoosporinées vivent communément sur l'écorce des arbres, sur les rochers, le sol ou les murs humides. Elles forment tout ou partie de l'enduit vert si fréquent sur les arbres humides. Les deux genres *Chlorococcum* (fig. 126, *b*) et *Trebouxia* sont également représentés dans ces stations, où ils sont souvent mélangés à des *Pleurococcus* ou à des *Chlorella*. Les anciens noms de *Protococcus* et de *Cystococcus* ont été abandonnés par beaucoup d'auteurs comme prêtant à confusion.

Les *Chlorococcum* (fig. 126, *b*) ont un chromatophore en forme de cloche ou de sphère creuse avec un pyrénôïde. Ils vivent isolés ou en amas pulvérulents irréguliers. La reproduction a lieu par zoospores biciliées, ou, plus souvent, par spores immobiles. Les *Trebouxia* (fig. 126, *a*) ont un chromatophore massif muni de prolongements irréguliers, avec un pyrénôïde. Ils forment, autant qu'on sache, les gonidies de certains Lichens très communs, tels que *Xanthoria parietina*, *Parmelia physodes*, *P. caperata*. JAAG

(1928) conserve le genre *Cystococcus*, dans lequel il classe les gonidies retirées des Lichens *Parmelia* et *Cladonia*. Les *Characium* (fig. 127) sont des Algues fixées par une sorte de pied sur des supports variés. Les *Chlorochytrium* vivent dans les espaces inter-cellulaires, entre les cellules de *Lemna*, qu'elles écartent pour s'y développer. Ce genre de vie, qui confine au parasitisme, est souvent désigné sous le nom d'endophytisme. Les *Phyllobium* se comportent d'une manière analogue à l'intérieur des feuilles de beaucoup de Végétaux supérieurs.

Les Zoosporinées à l'organisation cénobiale sont représentées surtout par les *Hydrodictyon* (fig. 128) et les *Pediastrum* (fig. 129). Les premières sont des Algues assez rares, mais connues depuis longtemps à cause de leur aspect bien particulier. Elles ont l'apparence d'un réseau vert à larges mailles, visible à l'œil nu, vivant dans les eaux stagnantes et flottant. Ce réseau est un

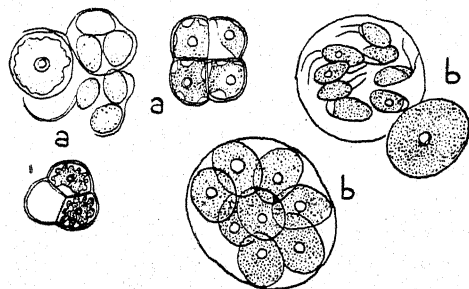


FIG. 126. — a. *Trebouxia humicola* (Treboux) Puymaly d'après CHODAT (1902). — b. *Chlorococcum humicolum* (Näg.) Rabenh., d'après BEIJERINCK, tiré de OLTMANN (1922).

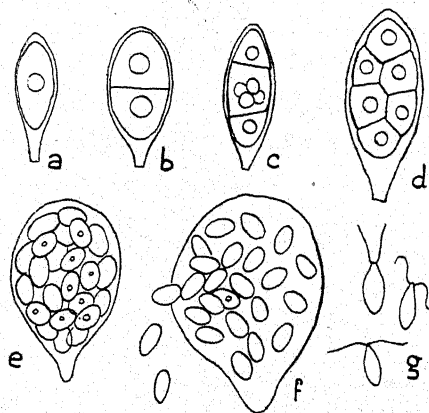


FIG. 127. — *Characium Sieboldi* d'après A. BRAUN (1855) : a., b., c., d., e. Stades successifs du cloisonnement dans le sporange. — f. Sortie des zoospores. — g. Zoospores.

cénobe formé de cénocytes, c'est-à-dire d'articles à nombreux noyaux, réunis bout à bout. Chaque cénocyte renferme, outre les noyaux, un chromatophore réticulé avec de nombreux pyrénoides.

La reproduction des *Hydrodictyon* a lieu par des zoospores bicipitées (fig. 128 c) qui se forment en grand nombre dans chaque cénocyte. Ces zoospores ne sont jamais mises en liberté au dehors, mais, après avoir nagé un certain temps à l'intérieur du cénocyte, elles perdent leurs cils et se soudent entre elles pour former un nouveau réseau. A cet effet elles

s'allongent, s'écartent les unes des autres et multiplient leurs noyaux. Le nouveau cénobe ainsi formé (fig. b) devient libre, après la destruction des parois du cénocyte dans lequel il a pris naissance. La formation des zygotes et leur germination ont été observées récemment par MAINX (1931). La germination des zygotes donne toujours 4 zoospores, formées sans doute avec réduction chromatique.

Les *Pediastrum* (fig. 129) sont des Cénobiées communes dans le plancton des mares où elles flottent librement. Le cénobe est plat, formé de céno-cytes ou de cellules, associées au nombre de 4, 8, 16, ou d'un plus grand nombre, pour former un petit disque vert. Les cellules sont étroitement

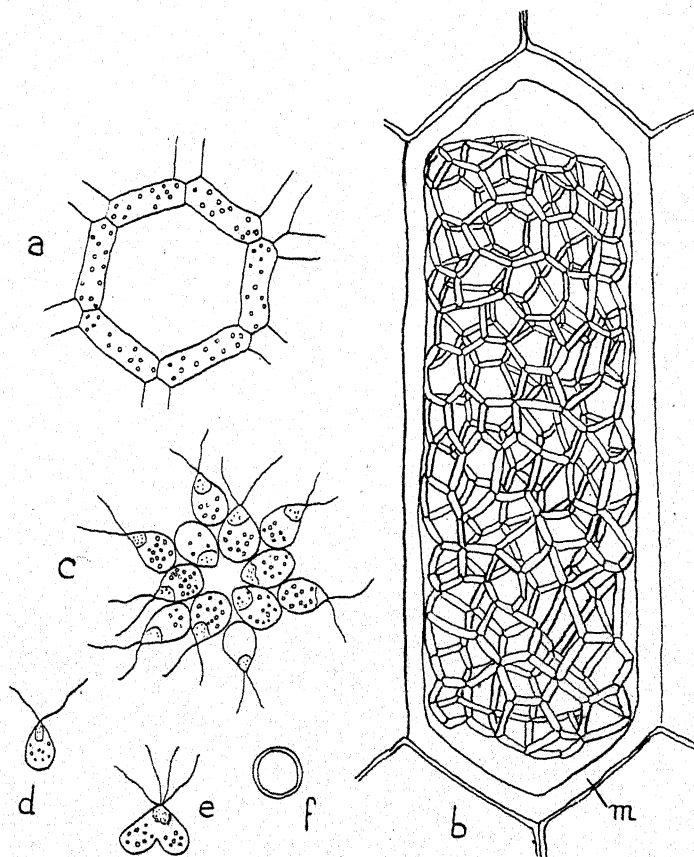


FIG. 128. — *Hydrodictyon utriculatum* d'après KLEBS (1896) : a. Portion d'un cénobe,  $\times 108$ . — b. Jeune cénobe venant de se former : (m) épaisseur de la membrane gélifiée,  $\times 108$ . — c. Groupe de zoospores soudées ensemble,  $\times 900$ . — d. Gamète isolé. — e. Fécondation. — f. Zygote,  $\times 900$ .

soudées les unes aux autres (*P. simplex*), ou bien elles laissent entre elles des intervalles libres plus ou moins grands (cas le plus fréquent). Les cellules du pourtour des cénobes sont fréquemment munies de prolongements en forme de cornes.

La reproduction a lieu par des zoospores bi-ciliées, qui sont émises en dehors de la cellule-mère, mais demeurent renfermées dans une mince

vésicule, à l'intérieur de laquelle, après avoir perdu leurs cils, elles se

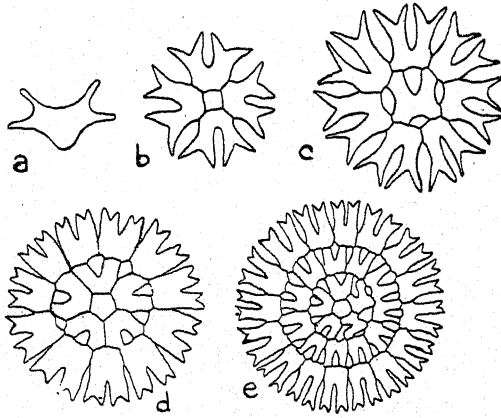


FIG. 129. — *Pediatrum Rotula*. Stades du développement d'un cénobe, d'après A. BRAUN (1855).

groupent et s'accolent les unes aux autres pour former un nouveau cénobe.

## 2. AUTOSPORINÉES

Les Autosporinées ne forment jamais de zoospores, quelles que soient les conditions extérieures. Parmi les types les plus simples sont les Chlorelles, par exemple *Chlorella vulgaris* (fig. 1, p. 10). Ces Algues se rencontrent dans la nature, sur la terre humide, les débris végétaux, dans l'eau. Elles se cultivent particulièrement bien au laboratoire, sur milieu minéral, additionné ou non de glucose ou de peptone. Elles peuvent même se développer à l'obscurité complète, sur milieu glucosé par exemple.

Les Chlorelles sont fréquemment en relation symbiotique avec divers animalcules, Hydre verte, Paramécies, Amibes. On les nomme des *Zoochlorelles* (voir p. 29).

Beaucoup d'Autosporinées sont des Algues planctoniques très petites et leur membrane se prolonge souvent par des pointes ou des piquants très fins, d'une grande longueur relativement à la taille des cellules. Telles sont les *Golenkinia* et les *Micractinium* (*Richteriella*) (fig. 130), aux cellules sphériques comme celles des Chlorelles, les *Lagerheimia* et les *Chodatella* (fig. 130, d) aux cellules ovales, elliptiques ou cylindriques.

Tous les intermédiaires s'observent dans ce groupe entre les formes vivant isolément, telles que les *Chlorella*, *Golenkinia*, *Chodatella* et celles qui vivent en petits amas irréguliers (*Richteriella botryoides*), ou enfin en cénobes plus ou moins définis par leur forme et le nombre des cellules constituantes (*Scenedesmacées*). Les colonies de type palmelloïde ne sont pas rares non plus (*Kirchneriella*), *Quadrigula* (fig. 131, a, b, c).

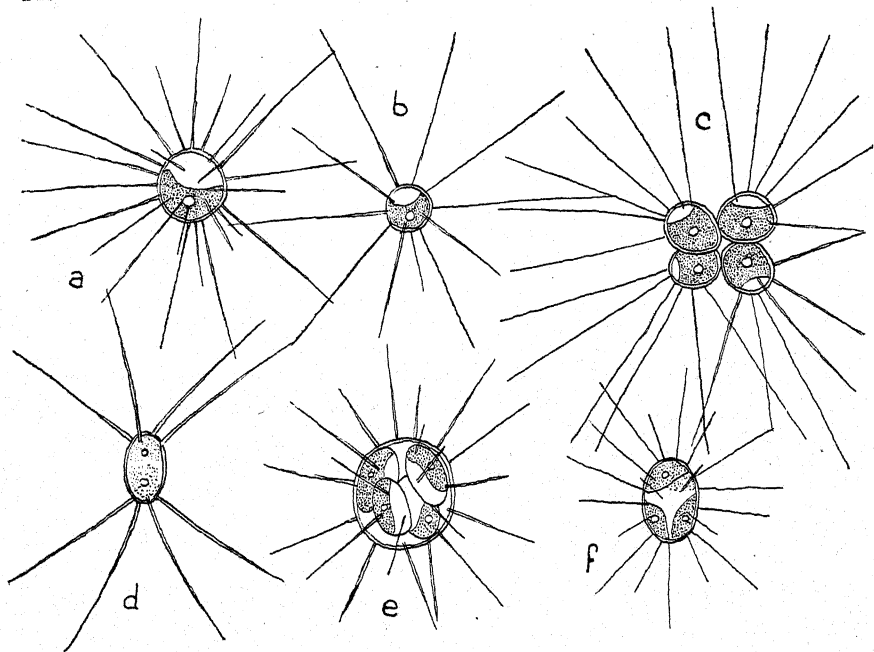


FIG. 130. — a., b. *Golenkinia radiata*,  $\times 900$ . — c. *Micractinium* (*Richterella*) *pusillum* var. *elegans*,  $\times 900$ , d'après SMITH (1920). — d. *Lagerheimia* (*Chodatella*) *longiseta*, d'après CHODAT (1902). — e. *L. Droscheri*,  $\times 900$ . — f. *L. Droscheri*,  $\times 900$ , d'après SMITH (1920).

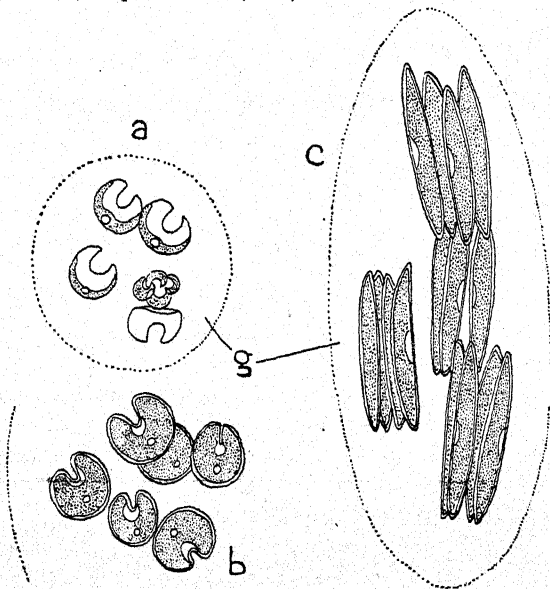


FIG. 131. — a. *Kirchneriella lunaris* Moeb. Cénobe de 4 cellules dont l'une vient d'émettre un nouveau cénobe, d'après CHODAT (1902). — b. *K. Obesa*,  $\times 900$ , d'après SMITH (1920). — c. *Quadrigula Pfitzeri*,  $\times 900$ , d'après SMITH (1920).

La forme des cénobes et le mode d'association des cellules entre elles varient beaucoup chez les Scenedesmacées. Les *Scenedesmus* (fig. 132) représentent un type colonial assez constant, formé généralement de 4 cellules associées côte à côte en une série linéaire. Les cellules sont fusiformes ou ovales, soudées entre elles latéralement et il n'est pas rare que les cellules extrêmes du cénobe soient munies de piquants (*Scenedesmus quadricauda*). Les *Scenedesmus* se rencontrent dans le plancton des étangs et des lacs. Elles se laissent cultiver facilement à l'état de pureté, comme les *Chlorelles*, ce qui permet de constater la grande variabilité des cellules (CHODAT, 1926).

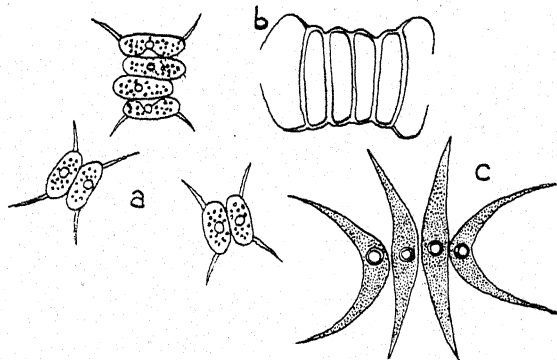


FIG. 132. — a. *Scenedesmus quadricauda* (Turpin) Breb. Original.  
— b. *S. Westi*, Smith, d'après CHODAT. — c. *S. falcatus*, d'après  
PRINTZ, tiré de CHODAT (1926).

Les *Scenedesmus* se multiplient par autospores qui restent soudées entre elles pour former un *autocénobe* (1). A la suite de deux divisions successives dans l'intérieur d'une des cellules de la colonie se produisent 4 autospores qui ne se séparent pas les unes des autres et forment par leur réunion un nouveau cénobe ; celui-ci est mis en liberté plus tard, par destruction des parois de la cellule-mère. C'est un mode de multiplication qui est la règle chez les Cénobiées et dont nous avons déjà trouvé l'analogue chez les *Hydrodictyon* et les *Pediastrum*.

Chez les *Actinastrum* (fig. 133, a) les cellules, au lieu d'être associées latéralement, sont réunies par leurs extrémités amincies en petits amas rayonnants. Elles sont groupées par 4 dans un plan, chez les *Tetrastrum* et les *Crucigenia* (fig. d, e, f).

Les *Selenastrum* (fig. 134, a) ont des cellules semi-lunaires associées en paquets ou en faisceaux. Le même type de colonie s'observe chez les *Ankistrodesmus* (fig. 134, b). Les *Dictyosphaerium* (fig. 133, c) appartiennent à un mode

1. Le terme d'auto-colonie ou *autocénobe* est dû à CHODAT (1902) « Par auto-colonie ou autocénobe je comprends cette sorte de spores qui dans la cellule-mère contractent avec leurs voisins les relations qui seront caractéristiques pour le cénobe définitif. »

différent, dans lequel les cellules sont reliées entre elles par des tractus mucilagineux. C'est encore le cas assez souvent pour les *Coelastrum*, dont les

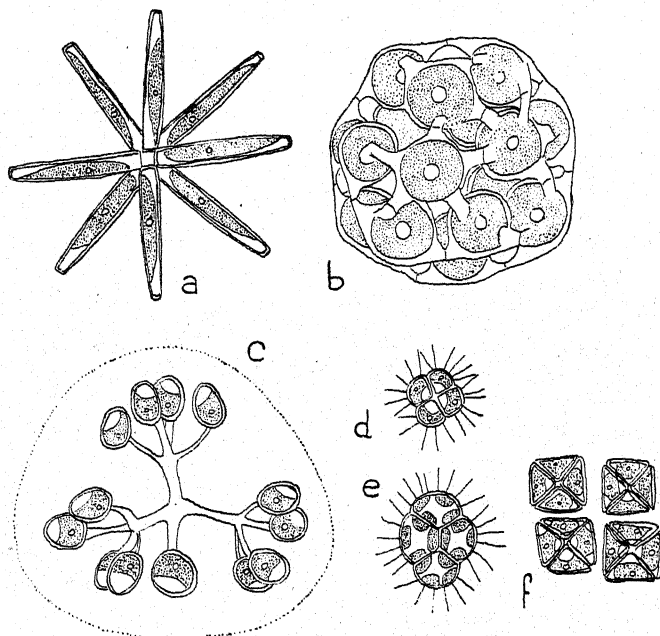


FIG. 133. — a. *Actinastrum gracillimum*,  $\times 900$ . — b. *Coelastrum reticulatum*,  $\times 740$ . — c. *Dictyosphaerium pulchellum*,  $\times 900$ . — d., e. *Tetrasstrum staurogenaeforme*  $\times 900$ . — f. *Crucigenia tetrapedia*,  $\times 900$ , d'après SMITH G. M. (1920).

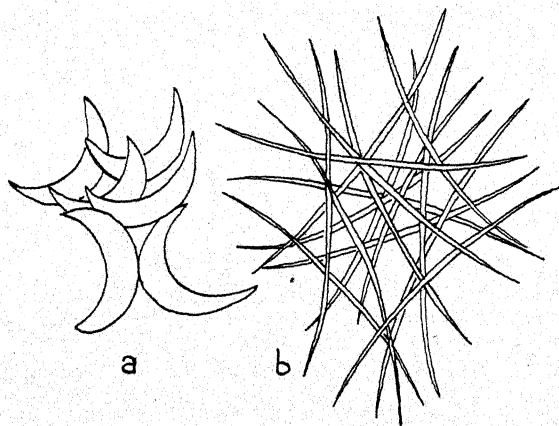


FIG. 134. — a. *Selenastrum Bibraianum* Reinsch., d'après CHODAT (1902). — b. *Ankistrodesmus falcatus*,  $\times 800$ , d'après SMITH (1920).

colonies sphériques et creuses groupent de nombreux éléments et flottent dans le plancton (fig. 133, b).

## Classification des Volvocales.

### I. Polyblépharidées.

- Pyramidomonadées (*Pyramidomonas*, *Chloraster*, *Spermatozopsis*).
- Raciborskiellées (*Raciborskiella*).
- Polytomellées (*Polytomella*).

### II. Chlamydomonadinées.

- Sphaerellacées (*Haematococcus*).
- Chlamydomonadacées (*Chlamydomonas*, *Chlorogonium*, *Brachiomonas*, *Carteria*, *Platymonas*, *Phacotus*).

### III. Tétraspোরacées (*Tetraspora*, *Palmella*, *Sphaerocystis*).

### IV. Volvocacées (*Volvox*, *Pleodorina*, *Eudorina*, *Gonium*, *Pandorina*, *Platydorina*).

## Classification des Protococcales (CHLOROCOCCALES).

### I. Zoosporinées.

- Protococcacées (*Chlorococcum*, *Trebouxia*).
- Characiacées (*Characium*).
- Protosiphonacées (*Protosiphon*).
- Hydrodictyacées (*Hydrodictyon*, *Pediastrum*).

### II. Autosporinées.

- Eremosphaeracées (*Eremosphaera*).
- Chlorellacées (*Chlorella*, *Micractinium*, *Lagerheimia*).
- Oocystacées (*Oocystis*).
- Scenedesmacées (*Scenedesmus*, *Actinastrum*).
- Cœlastracées (*Cœlastrum*).

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLORGE (P.). — Le « *Pleodorina illinoisensis* » Kofoid dans le plancton de la Seine (*Rev. Algol.*, v. p. 436, 1931).
- CHATTON (B.). — *Pleodorina californica* à Banyuls sur Mer (*Bull. Scient. Fr. et Belg.*, Sér. 7, 44, pp. 309, 1911).
- CHODAT (R.). — Algues vertes de la Suisse (Berne, 1902).
- Etude critique et expérimentale sur le polymorphisme des Algues (Genève, 1909).
  - Monographies d'Algues en culture pure, in (*Matériaux pour la Flore cryptogamique de la Suisse*, IV, 1913).
  - *Scenedesmus*. Etude de génétique, de systématique expérimentale et d'hydrobiologie (*Revue d'hydrologie*, III, p. 71, 258, 1926).

- DANGEARD (P.-A.). — Mémoire sur les Chlamydomonadinées (*Le Botaniste*, VI, p. 65-292, 1899).
- Etude sur la structure de la cellule et ses fonctions. *Le Polytoma uvella* (*Le Botaniste*, VIII, p. 1-58, 1901).
- DILL (E. O.). — Die Gattung *Chlamydomonas* und ihre nächsten Verwandten (Berlin, 1895).
- GEITLER (L.). — Untersuch. über das sexuelle Verhalten von *Tetraspora lubrica* (*Biol. Zentralbl.*, Bd. 51, 1931).
- GOROSCHANKIN (J.). — Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und systematik der Chlamydomonaden (I, Moscou, 1890 et II, Moscou, 1891).
- HARTMANN (M.). — Untersuchungen über die Morph. und Physiol. des Formwechsels der Phytomonaden (*Arch. f. Protistenk.*, 39, p. 1, 1919).
- Die dauern agame Zucht von *Eudorina elegans* (*Ibid.*, 43, p. 223-286, 1921).
- JANET (Ch.). — *Le Volvox*, p. 1-151 (Limoges, 1912). 3<sup>e</sup> Mémoire (Mâcon, 1923).
- JOST (L.). — Die Bildung des Netzes bei *Hydrodictyon reticulatum* (*Zeitschr. f. Botan.*, 23, 1930).
- KATER (J. M. A.). — Morphology and division of *Chlamydomonas* with référence to the phylogeny of the flagellate neuromotor system (*Univers. of California, Public. in Zool.*, vol. 33, n° 7, p. 125-168, pl. 11-16, 1929).
- KOFOID (Ch. A.). — On *Pleodorina illinoisensis*, a new species from the plankton of the Illinois river (*Bull. of Ill. St. Laborat.*, vol. V, p. 273, 2 pl., 1898).
- KUSCHAKEWITSCH (S.). — Zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte von *Volvox* (*Arch. f. Protistenk.*, 73, p. 323, 1930).
- LABBÉ (A.). — Contributions à l'étude de l'allélogénèse. I. Les cycles biologiques des *Dunaliella* (*Arch. d'Anat. microsc.*, XXI, fasc. 3, 1925).
- LANDER (C. A.). — Oogenesis and fertilization in *Volvox* (*Bot. Gaz.*, 87, p. 431-434, 1929).
- MAINX (F.). — Über die Geschlechtsverteilung bei *Volvox aureus* (*Arch. f. Protistenk.*, 47, 1929).
- Gameten copulation und Zygotenkeimung bei *Hydrodictyon reticulatum* (*Arch. f. Protistenk.*, 75, p. 502-516, 1931).
- PASCHER (A.). — Über die Kreuzung einzelliger haploider Organismus *Chlamydomonas* (*Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, XXXIV, 1916).
- Volvocales in Susswasserflora Deutschl. Öst., 1925).
- Zur Kenntniss der einzelligen Volvocalen (*Arch. f. Protistenk.*, 76, p. 1-83, 1932).
- PRINGSHEIM (E. G.). — Die Kultur von *Micrasterias* und *Volvox* (*Arch. f. Protistenk.*, 72, p. 1-49, 1930).
- SCHULTZE (Br.). — Zur Kenntniss einiger Volvocales (*Chlorogonium*, *Haematococcus*, *Stephanosphaera*, *Spondylomoraceae*, *Chlorobrachis*). (*Arch. f. Protistenk.*, 58, p. 508-576, 1927).
- SCHREIBER (E.). — Zur Kenntniss der Physiologie und Sexualität höherer Volvocales (*Zeitschr. f. Bot.*, 17, 1925).
- SMITH (G. M.). — Phytoplankton of the inland lakes of Wisconsin. Part I (Madison, 1920).
- STREHLOW (K.). — Über die Sexualität einiger Volvocales (*Zeitsch. f. Bot.*, 21, p. 625-689, 1928-1929).

- TEODORESCO (E. C.). — Observations morphologiques et biologiques sur le genre *Dunaliella* (*Rev. génér. de Bot.*, XVIII, 1906).
- USPENSKY (E. E.) und USPENSKAJA (W. S.). — Reinkultur und ungeschl. Fortpfl. von *Volvox* (*Zeitschr. f. Bot.*, 17, p. 273, 1925).
- VOLKONSKY (M.). — Les constituants cytoplasmiques de *Polytoma uvella* Ehr., Existence d'un leucoplaste (*C. R. Soc. Biol.*, 105, p. 619, 1930).
- ZIMMERMANN (W.). — Zur Entwicklungs geschichte und Zytologie von *Volvox* (*Jahrb. f. wissenschaft. Bot.*, 60, 1920).
- Die ungeschlechtliche Entwicklung von *Volvox* (*Naturwissensch.*, 13, p. 397-402, 1925).
-

## CHAPITRE IX

# CHLOROPHYCÉES (suite).

---

### III. — ULOTHRICALES

On rassemble sous le nom d'Ulothricales des Chlorophycées, peut-être assez disparates, mais qui possèdent cependant deux importants caractères communs : celui d'avoir des zoospores et des gamètes pourvus de cils égaux (au nombre de 2 ou de 4 le plus souvent, rarement très nombreux) et celui d'avoir des cellules mononucléées, à chromatophore presque toujours pariétal.

Les Ulothricales se distinguent des Protococcales et des Volvocales par leur thalle filamenteux ou étalé en lame, mais, comme ces dernières, ce sont des Isokontées. D'autre part, les *Cladophora* sont placés dans une autre série (Siphonocladales), par suite de leurs filaments formés d'articles plurinucléés.

Les Ulothricales peuvent être classées de la façon suivante :

- I. *Ulothricacées*. Thalle filamenteux, non ramifié ; isogames, haploïdes.
- II. *Cylindrocapsacées*. Thalle filamenteux, non ramifié ; oogames, probablement haploïdes.
- III. *Prasiolacées*. Thalle en forme de lames ou de cordons aplatis ; chromatophore étoilé ; reproduction par des aplanospores.
- IV. *Ulvacées*. Thalle en forme de lames ou de sacs ; isogames ou hétérogames ; alternance des générations.
- V. *Chaetophoracées*. Thalle filamenteux ramifié, discoïde, ou en coussinet ; isogame ou oogames ; haploïdes.
- VI. *Cedogoniacées*. Thalle filamenteux à cellules se divisant par un mode spécial ; oogames, haploïdes.

Le tableau des Ulothricales que nous présentons diffère légèrement de ceux qui sont adoptés d'ordinaire, en ce sens que nous avons séparé nettement les Ulothricacées des Ulvacées et des *Prasiola*. Des travaux récents ont montré que les *Ulothrix* étaient des haplobiontes, tandis que les *Ulva* présentaient une alternance des générations sporophyto-gamétophytique.

## 1. ULOTHRACÉES

Ce groupe renferme des Algues filamenteuses, telles que les *Ulothrix*, les *Hormidium*, les *Stichococcus*.

Les *Ulothrix* (fig. 135), dont toutes les espèces sont d'eau douce, possèdent des filaments simples, fixés, au moins dans leur jeune âge, par une cellule basale, ensuite libres assez souvent et flottants. La croissance des filaments n'est pas dévolue à une cellule particulière : elle est, comme on dit, intercalaire. Chaque cellule possède un chloroplaste pariétal, annulaire ou en forme de plaque, mais celle-ci occupe plus que le demi-tour de la cellule et il existe toujours un ou plusieurs pyrénoïdes faisant saillie à la surface de ce chromatophore. Un seul noyau est présent par cellule.

La reproduction a lieu par des zoospores de deux sortes, à deux ou à quatre cils suivant les cas, formés en nombre variable (2, 4, 8, 16 ou plus) dans des sporanges qui peuvent se développer aux dépens de cellules quelconques du thalle (fig. 135, b). Les zoospores sont émises au travers d'un

orifice qui se forme latéralement dans la paroi, encore entourées d'une enveloppe fine de mucilage qui se dissout rapidement (fig. 137, A). Les zoospores, une fois mises en liberté, nagent un certain temps, puis se fixent par la région ciliaire ; les cils disparaissent et la cellule s'allonge, puis il apparaît une première cloison (fig. 136, d) et l'ébauche d'un filament se trouve amorcé.

Les zoospores se distinguent, non seulement par le nombre des flagellums, mais encore par la taille, de sorte qu'il existe des *microzoospores* à 2 cils et des *macrozoospores* à 4 cils. C'est là une particularité des *Ulothrix*, dont on ignore la signification : les unes comme les autres germent en donnant directement des filaments.

Les gamètes (fig. 137, B) sont semblables ou très analogues morphologiquement aux microzoospores, mais ils se forment dans des cellules distinctes.

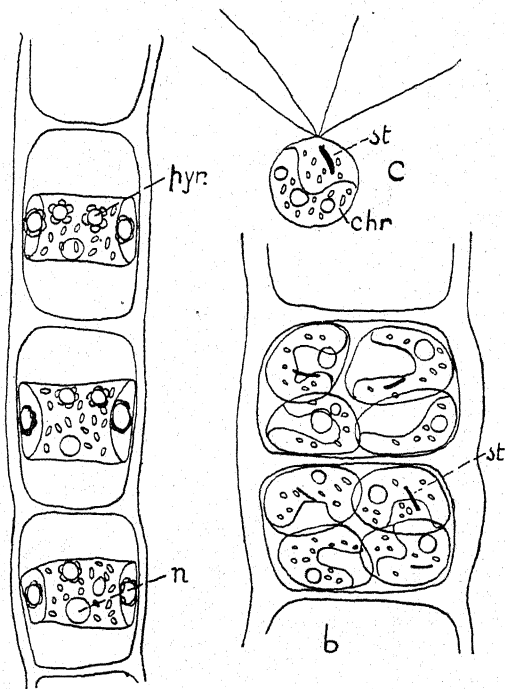


FIG. 135. — *Ulothrix zonata* Kützting : a. filament,  $\times 600$  : (n) noyau ; (pyr) pyrénoïde. — b. Zoosporanges contenant 4 zoospores. — c. Macrozoospore,  $\times 1.200$  : (chr. chromatophore ; (st) stigma. Original.

La copulation est isogame (fig. D). La zygote présente quelque temps quatre flagellums et demeure mobile, mais bientôt elle s'arrondit et passe à l'état de repos. Elle germe en donnant naissance à des zoospores ou à des aplanospores.

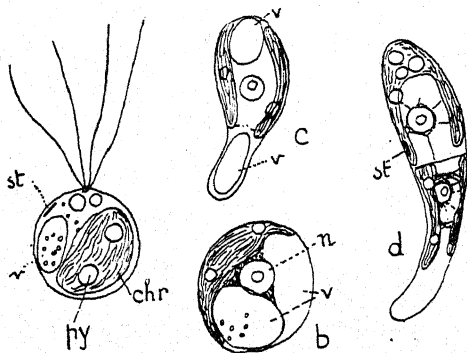


FIG. 136. — *Ulothrix*, Original. — a. Zoospore libre. — b. Zoospore fixée. — c., d. Premiers stades de la germination : (n) noyau ; (st) stigma ; (v) vacuole ; (chr) chromatophore avec pyrénoïdes (py).

L'addition de certaines substances nutritives au milieu peut déterminer les gamètes à se transformer en parthénospores sans copulation.

La germination des zygotes se produit habituellement plusieurs mois après la fécondation. Cependant, dans des cas exceptionnels, la zygote peut germer aussitôt après la fusion des noyaux sexuels. C'est ce

qui a permis à GROSS ILSE d'observer, chez l'*Ulothrix zonata*, la première division du noyau fécondé, qui est caractérisée par une diakynèse typique montrant 4 paires de chromosomes. La réduction chromatique se produisant à la germination de l'œuf, il s'ensuit que l'*Ulothrix zonata* est haploïde (la zygote seule est diploïde). D'autre part, d'après le même auteur, il existe chez cet *Ulothrix* une différenciation sexuelle physiologique, malgré la fécondation isogamique. Tous les gamètes ne sont donc pas équivalents : il y a des gamètes + et des gamètes —.

Les *Hormidium* sont très voisins des *Ulothrix* : ce sont des filaments non ramifiés qui se présentent fréquemment en éléments dissociés, composés d'un petit nombre de cellules. Cette disposition devient la règle chez les *Stichococcus*, dont les filaments sont

réduits à leur plus simple expression, puisqu'ils se composent rarement de plus de deux cellules associées. Dans ce genre, la multiplication a lieu exclusivement par dissociation des filaments en cellules isolées, qui se divisent

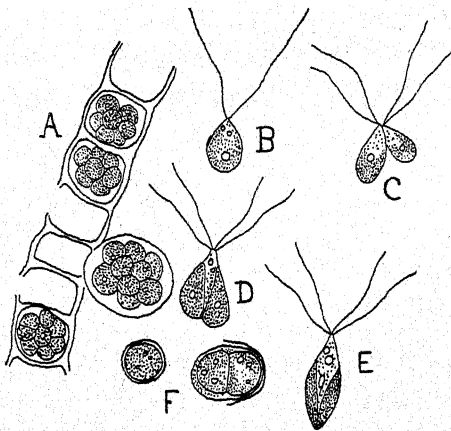


FIG. 137. — *Ulothrix zonata* Kütz. d'après KLEBS (1896). — A. Filament produisant des gamètes,  $\times 270$ . — B. Gamète libre. — C., D. Copulation. — E. Planozygote. — F. Zygote au repos et germination  $\times 450$ .

chacune pour leur propre compte. Les *Stichococcus* sont fréquents sur l'écorce des arbres où leur genre de vie rappelle celui des Protococcacées. Ils se cultivent facilement au laboratoire (MATRUCHOT et MOLLIARD 1902).

## 2. CYLINDROCAPSACÉES

Les *Cylindrocapsa* (fig. 138) possèdent des filaments, formés par une seule file de cellules, non ramifiés, ressemblant à ceux des *Ulothrix*. Une gaine assez épaisse entoure les filaments. La reproduction a lieu suivant le mode oogame. Les anthéridies sont produites par la division de certaines cellules disposées en plusieurs séries côte à côte, tandis que, sur les mêmes filaments, apparaissent des oogones par accroissement de certaines cellules non divisées au préalable (fig. 138, a, b). A maturité, l'oogone dont la membrane est gonflée et stratifiée et qui contient une seule oosphère sphérique, s'ouvre latéralement par un orifice permettant l'entrée des anthérozoïdes bi-ciliés.

L'œuf mûr, de coloration rouge, demeure contenu dans l'oogone élargi.

## 3. PRASIOACÉES

Les *Prasiola* (fig. 139) ressemblent beaucoup extérieurement aux *Ulva* et aux *Enteromorpha* dont nous parlerons plus loin. Le thalle est en forme de lame ou de ruban ; les cellules renferment un chromatophore étoilé avec un pyrénioïde central et elles sont ordinairement très petites et groupées par quatre, ou un plus grand nombre, en champs distincts. Ce sont des Algues terrestres, pour la plupart, vivant dans les endroits humides, au pied des murs par exemple. Le *Prasiola stipitata* (fig. 139) est marin et vit fixé sur les pierres à un niveau élevé, où il est baigné seulement par les embruns ou par les fortes marées.

La reproduction par zoospores, comme il arrive souvent pour les Algues

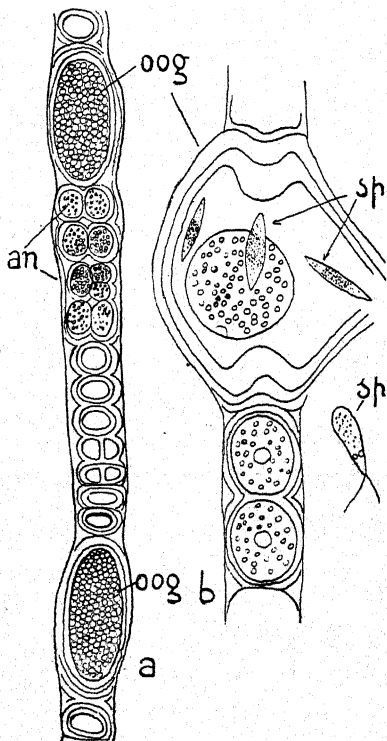


FIG. 138. — *Cylindrocapsa involuta*,  $\times 430$ , d'après CIENKOWSKI (1876) : a. Filament avec de jeunes oogones (oog) et des anthéridies (an). — b. Oogone ouvert, dans lequel ont pénétré 3 anthérozoïdes ; (sp) anthérozoïde.

d'habitat terrestre, n'est pas connue chez les *Prasiola* qui se multiplient par aplanospores, par des acinètes, ou par fragmentation.

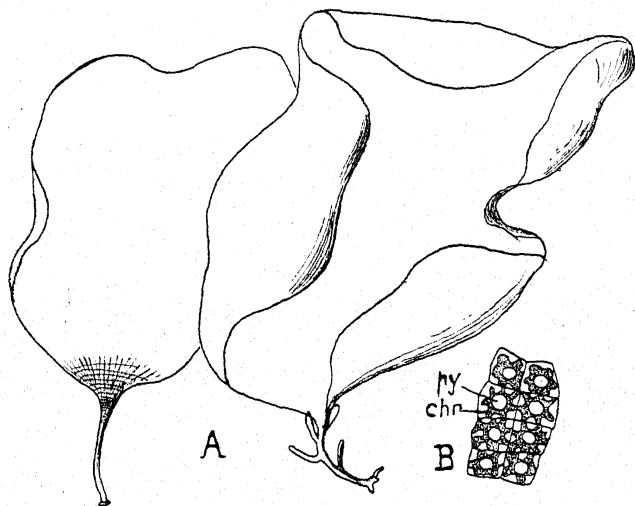


FIG. 139. — *Prasiola stipitata* : A. Deux exemplaires,  $\times 24$ . — B. Groupe de cellules du thalle : (chr.) chromatophore ; (py) pyrénoïde ;  $\times 1.000$ . Original.

#### 4. ULVACÉES

Les Ulvacées présentent des analogies incontestables avec les *Ulothrix* dans la structure de leurs cellules et dans leur mode de reproduction. Elles

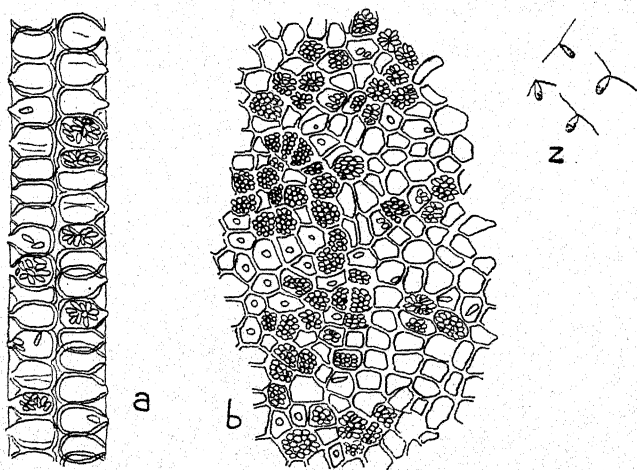


FIG. 140. — *Ulva lactuca* d'après THURET (1878) : a. Coupe d'un thalle produisant des gamètes. — b. Le même thalle vu de face. — z. gamètes libres,  $\times 300$ .

en diffèrent par leur thalle élargi en une lame, ou en forme de sac à parois minces.

Ce sont des Algues répandues dans la mer, surtout dans la zone supérieure des marées, où elles se développent abondamment dans les cuvettes des rochers (*Ulva*, *Enteromorpha*). Elles se groupent souvent autour des points où arrive l'eau douce et sont fréquentes dans les estuaires, dans l'eau saumâtre, dans les ports (spécialement les *Enteromorpha* et les *Monostroma*). Quelques espèces vivent même dans l'eau complètement douce (*Monostroma bullosum*).

Les *Ulva* (fig.140) sont formées de lames à deux épaisseurs de cellules, elles se développent à partir de filaments, qui bientôt se cloisonnent longitudinalement pour s'étaler dans un plan et restent fixées par leurs cellules basales.

Les *Monostroma* (fig.141) ressemblent beaucoup aux *Ulva* à l'état adulte, mais leurs thalles n'ont qu'une épaisseur de cellules. Ils diffèrent surtout des Ulves par leur développement, car, à l'origine, ils sont constitués par des sacs creux dont la paroi comporte seulement une assise cellulaire. Plus ou moins tôt, la paroi du sac se déchire et donne naissance, après étalement et croissance, à une lame monostromatique dont l'origine n'est plus visible ordinairement à l'état adulte, d'autant plus que cette lame se libère fréquemment de son support pour devenir flottante.

Les *Enteromorpha* ont des thalles en forme de boyaux creux, presque toujours ramifiés et dont la paroi n'a qu'une épaisseur de cellules, par exemple l'*Enteromorpha intestinalis*.

La cellule des Ulvacées présente une structure comparable à celle d'un *Ulothrix*, c'est-à-dire qu'on y trouve un chloroplaste pariétal, avec un ou plusieurs pyrénoides et un seul noyau. De l'amidon se forme autour des pyrénoides et dans la trame du chromatophore. Les vacuoles sont généralement grandes et se colorent vitalelement avec facilité.

La reproduction a lieu par des zoospores (fig. 142, d) à 4 flagellums et par des œufs nés de la copulation isogame (fig. 142, f), ou plus rarement hétérogame, de gamètes à deux cils. Les zoospores et les gamètes se forment à la périphérie des thalles dont toutes les cellules sans distinction peuvent se transformer en sporanges ou, suivant le cas, en gamétanges (fig. 140, a, b, 142, a).

Chez les *Monostroma latissimum* (fig. 144) N. CARTER (1926) a montré que les gamètes prenant part à la formation de l'œuf étaient légèrement inégaux : il y a donc une légère hétérogamie. Celle-ci est plus accentuée chez l'*Enteromorpha intestinalis* (fig. 11, h) (KYLIN 1930). D'autre part les gamètes de deux sortes sont toujours produits par des individus distincts (dioécie).

Chez les *Ulva*, où les gamètes qui se fécondent sont semblables morphologiquement (isogamie), B. FÖYN (1929) a montré que les gamètes formés

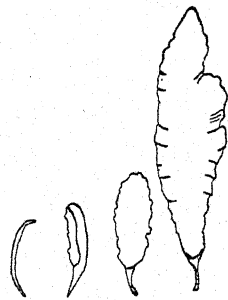


FIG. 141. — *Monostroma fuscum* (Post. et Rupr.) Wittr. Jeunes plantes d'après K. ROSENVIINGE (1894).

par un même individu, ne copulaient pas entre eux ; pour que la fécondation se produise, il est nécessaire que des gamètes provenant de deux thalles

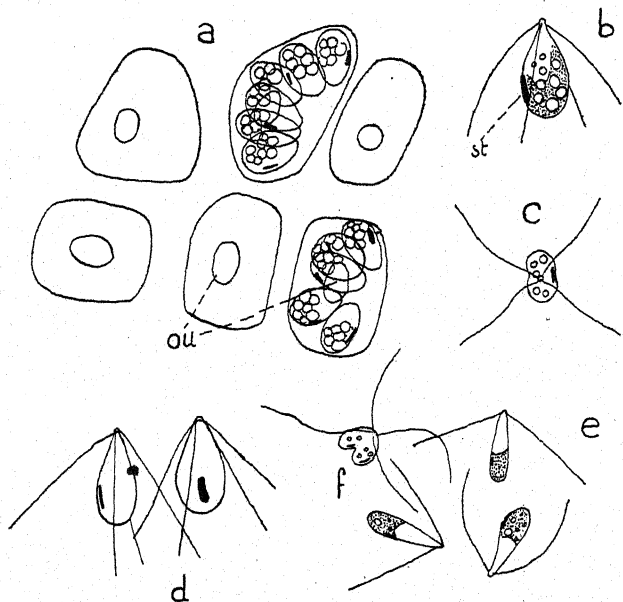


FIG. 142. — *Ulva lactuca*. Original,  $\times 1.200$  : a. Zoosporanges vus de face. — b. Zoospore. — c. La même vue par la partie antérieure. — d. Zoospore vue de profil et de face. — e. gamètes. — f. Stade avancé de la copulation isogame : (ou) orifice du sporange ; (st) stigma.

différents soient mis en présence et que ces deux thalles soient de sexes opposés, ce qui ne peut pas être reconnu par la morphologie. On est con-

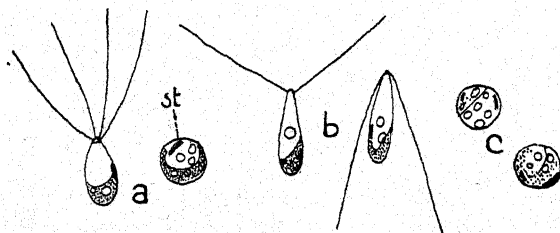


FIG. 143. — *Enteromorpha intestinalis*. Original,  $\times 1.250$  : a. Zoospore libre (à gauche) et fixée. — b. Gamètes. — c. Zygotes venant de se former, à 2 stigmas inégaux : (st) stigma.

duit à distinguer ces thalles morphologiquement semblables, mais physiologiquement différents, sous le nom de thalles + et de thalles —, en adoptant la terminologie inaugurée par BLAKESLEE dans ses recherches sur les Mucorinées. Les gamètes se réunissant pour former l'œuf sont par conséquent de signes différents.

D'après KYLIN (1930), chez l'*Enteromorpha intestinalis*, le chromatophore

apporté par le gamète mâle dégénérerait dans l'œuf et ne serait pas utilisé ultérieurement.

Les gamètes qui n'ont pas effectué la copulation peuvent rester actifs un certain temps, puis ils se fixent et se développent au bout de quelques jours d'une manière parthénogénétique.

L'examen cytologique des plantules provenant des zygotes et de celles provenant de zoospores a montré que les premières avaient des noyaux à chromosomes deux fois plus nombreux que ceux des secondes. Les pre-

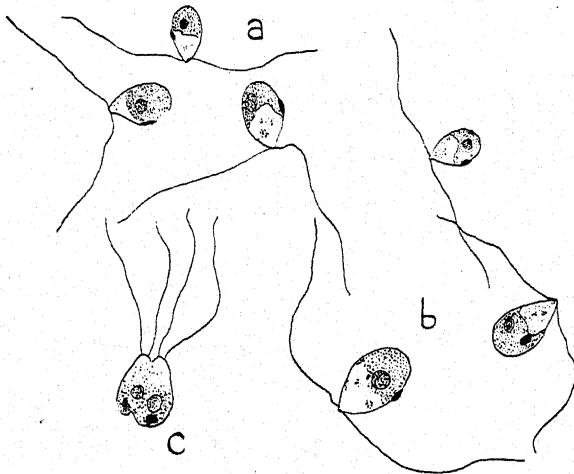


FIG. 144. — *Monostroma latissimum*,  $\times 1.450$ , d'après N. CARTER (1925):  
a. Gamètes mâles de différentes tailles. — b. Gamètes femelles. —  
c. Copulation de gamètes légèrement inégaux.

mières sont diploïdes et possèdent 26 chromosomes, les secondes sont haploïdes avec 13 chromosomes seulement. La réduction chromatique se produirait dans les zoosporanges, de sorte que les *Ulva* présenteraient une alternance régulière entre sporophytes et gamétophytes semblables morphologiquement (alternance antithétique).

Chez les *Ulva* (B. FÖRN), comme chez les *Monostroma* (N. CARTER), les gamètes sont positivement phototactiques, tandis que les *planozygotes* (c'est-à-dire les zygotes ayant conservé leurs flagellums peu après la fécondation) montrent un phototactisme de sens contraire. Ce caractère permet de reconnaître à l'œil nu facilement si des gamètes qu'on a mélangés sont de même signe ou de signes contraires. Si les deux sexes ont été mis en présence, il se forme en effet des *planozygotes* qui s'accumulent du côté opposé à la direction de la lumière. Des faits semblables ont été observés par KYLIN (1930) chez l'*Enteromorpha intestinalis*.

## 5. CHAETOPHORACÉES

Les Chaetophoracées sont des Algues souvent différenciées hautement dans leur appareil végétatif, mais qui apparaissent dans leur structure

cellulaire et dans leur reproduction très voisines des Ulothricacées. Elles sont d'ailleurs très variées et présentent, d'une part toute une série de formes dont le thalle se réduit à des filaments rampants ou à des coussinets épi-ou endophytes, et, d'autre part, des genres dont la reproduction appartient au type le plus élevé (*Aphanochaete*, *Coleochaete*).

Les Chaetophoracées peuvent être distinguées en *Chaetophorées* et *Trentepohliées*.

#### Chaetophorées.

Les Chaetophorées différencient leur appareil végétatif fréquemment en deux parties dont l'une est formée de filaments rampants, ramifiés, soudés entre eux plus ou moins et l'autre se compose de filaments dressés, parmi lesquels peuvent se distinguer des branches et des rameaux et aussi des

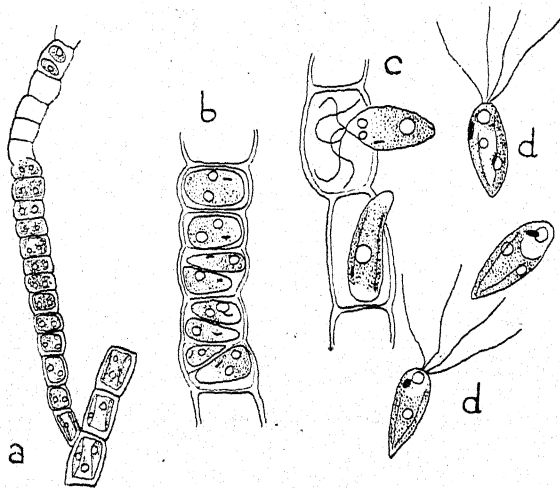


FIG. 145. — *Stigeoclonium tenue* Kütz., d'après KLEBS (1896): a. Branche formant des zoospores,  $\times 270$ . — b. Partie de branche formant des zoospores,  $\times 900$ . — c. Sortie des zoospores,  $\times 900$ . — d. Zoospores libres,  $\times 900$ .

cellules très allongées, amincies en pointe incolore, qui ont la valeur de poils. Ceci s'observe particulièrement bien chez les *Stigeoclonium*.

Chez les *Draparnaldia* (fig. 146) les filaments de base manquent, mais le thalle se partage en un tronc principal, en des branches peu colorées et en des rameaux groupés en buissons ramifiés, de belle couleur verte, dont les cellules terminales se prolongent en poils très effilés. Dans les rameaux seuls, les cellules peuvent évoluer en zoosporanges.

Les *Draparnaldia* ont leur thalle enrobé dans une gelée transparente mais très molle, tandis que les filaments ramifiés des *Chaetophora* sont logés dans une gelée résistante et forment des coussinets ou de petites masses d'une belle couleur verte attachées aux plantes aquatiques.

La vie épiphyte entraîne une réduction du thalle chez de nombreuses

Chaetophorées qui rampent à la surface des grandes Algues et ne possèdent que des branches dressées très-courtes, prolongées souvent en poils : ce sont les *Acrochaete repens*, les *Chaetonema*, les *Aphanochaete*. De cet état diminué,

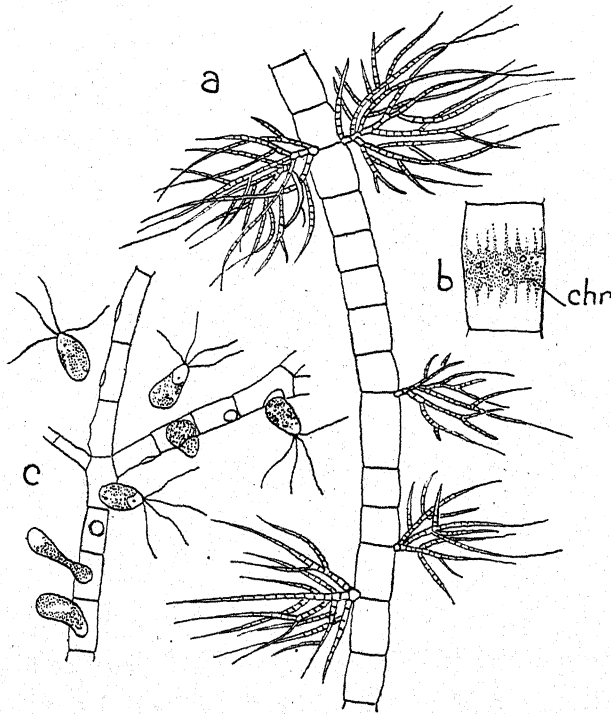


FIG. 146. — *Draparnaldia glomerata* (Vauch.) Ag. : a. Portion du thalle,  $\times 90$ . — b. Cellule isolée d'une branche principale : (chr.) chromatophore. — c. Sortie des zoospores,  $\times 450$ , d'après WEST et FRITSCH (1927).

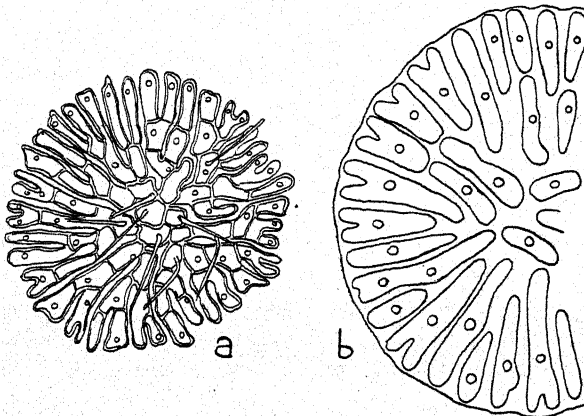


FIG. 147. — a. *Coleochaete soluta*,  $\times 200$ . Individu asexué d'après PRINGSHEIM (1860). — b. *Ulvella Setchellii* P. Dang. d'après P. DANGEARD (1931).

certaines formes passent facilement à un demi-parasitisme, comme les *Phaeophila*, les *Endoderma* qui sont fréquentes dans l'intérieur de la membrane d'autres Algues de grande taille. L'*Endoderma viridis* possède un thalle de cette sorte, à croissance marginale, logé tout entier dans la membrane externe des *Polysiphonia*. Les poils, chez les *Endoderma*, font défaut

totalement, tandis qu'on les observe encore bien développés chez les *Ectochaete* qui possèdent le même genre de vie.

Les thalles compacts, en coussinet, vivant appliqués à la surface d'autres Algues, sont fréquents et représentés par les *Ochlochaete*, *Pringsheimia*, *Ulvella* (fig. 147). Ces deux derniers genres sont dépourvus totalement de poils. Dans le groupe des Coleochaetées, la forme en écusson est représentée (*C. soluta*) (fig. 147) comme les états filamenteux rampants (*C. irregularis*) et endophytes (*C. Nitellarum*), ou les thalles plus différenciées, présentant des filaments ramifiés en coussinets (*C. pulvinata*) (fig. 150).

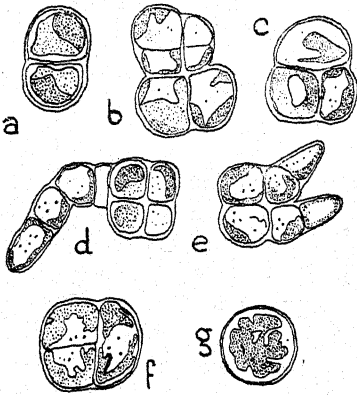


FIG. 148. — a, b, c, d, e. Etats divers de *Pleurococcus Nägelii* Chodat. — f, g. *Pleurococcus lobatus* Chodat d'après CHODAT (1902).

La réduction du thalle atteint un degré extrême chez les *Pleurococcus* (fig. 148) confondus très souvent avec les Protococcacées des genres *Cystococcus* et *Chlorococcum* et formant comme eux un enduit vert pulvérulent fréquent sur les écorces.

#### REPRODUCTION.

Les Chaetophorées (*Stigeoclonium*, *Draparnaldia*, *Chaetophora*) ne se reproduisent pas, autant qu'on sache, différemment des Ulothricacées. On a observé également des zoospores de deux sortes à 4 ou à 2 cils (fig. 145) et des gamètes à 2 cils.

Deux familles, celle des Aphanochaetées et celle des Coléochaetées, présentent au contraire un mode de reproduction différencié et qui doit être rangé parmi les cas d'oogamie.

L'*Aphanochaete repens* (fig. 149) possède un thalle, formé de filaments ramifiés, qui rampent à la surface d'autres Algues. Le mode de reproduction a été bien décrit par HUBER (1894). Une même plante peut produire des anthéridies et des oogones. Dans les premiers de ces organes, qui sont de simples cellules très petites et peu colorées, prennent naissance un ou deux anthérozoïdes presque incolores, mais pourvus cependant d'un chromatophore et nageant au moyen de quatre cils (fig. 149, *gm*).

Les oogones (*oog*) sont de grosses cellules accumulant des matières de réserves et qui s'ouvrent à maturité pour laisser échapper leur contenu

sous forme d'une grosse zoospore à quatre cils se déplaçant lentement, qui représente le gamète femelle. Ce dernier est fécondé, après s'être immobilisé et avoir perdu ses cils, par un anthérozoïde ou microgamète (fig. 149,  $B_1$ ,  $B_2$ ). La destinée de l'œuf n'est pas connue. L'*Aphanochaete* se reproduit également par voie sexuée au moyen de zoospores (fig. C, D).

La reproduction chez le *Coleochaete pulvinata* (fig. 150) présente un autre type plus franchement oogame, bien connu depuis les travaux de PRINGSHEIM (1858), de CHODAT et de OLTMANNS. Les oogones se forment à

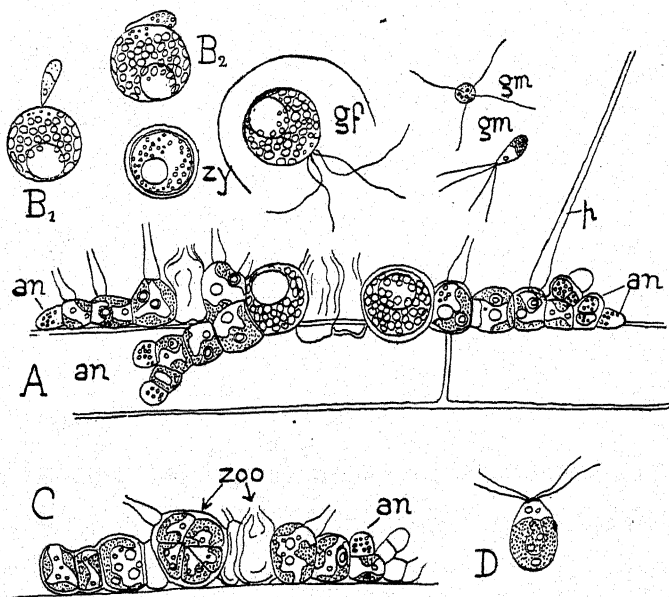


FIG. 149. — *Aphanochaete repens* A. Braun  $\times 540$ , d'après HUBER (1894) : A. Thalle porteur d'anthéridies (an) et d'oogones (oog.) mûrs ou vidés de leur contenu ; (p) poll. —  $B_1$ ,  $B_2$ . L'œuf stades de la fécondation : (zy) zygote ; (gf) gamète femelle ; (gm) anthérozoïdes. — C. Thalle porteur de zoosporanges (zoo) et d'anthéridies (an). — D. Zoospore libre.

l'extrémité de certains rameaux qui ensuite se développent et les rejettent latéralement. L'oogone prend la forme d'une sorte de bouteille prolongée par un col rempli de protoplasme, tandis que la base contient un gros noyau et un chromatophore. Les anthéridies se forment habituellement au voisinage des oogones ; ce sont des cellules de petite taille, dont le contenu apparaît incolore ; elles ne contiennent pas en effet de chromatophores, d'après OLTMANNS, qui les a vus se former aux dépens d'une cellule terminale d'un rameau colorée en vert, mais dont une partie incolore seulement est utilisée pour donner une anthéridie. Certaines espèces de *Coleochaete* cependant produiraient des anthérozoïdes colorés.

Les anthérozoïdes très petits (fig. 150, f), munis de deux cils, fécondent les

oogones, sans doute par l'intermédiaire du col de l'oogone, qui s'ouvre à son sommet au moment de la maturité de cet organe. Après la fusion des gamètes, l'œuf est entouré par des filaments qui croissent à partir des cellules du voisinage et viennent s'appliquer étroitement sur la paroi de façon à lui constituer une sorte d'enveloppe qui double sa propre membrane (fig. 150, g, h). L'œuf devient ainsi cortiqué. La zygote de *Coleochaete pulvinata*, au moment de la germination, divise sont contenu en 16 ou 32 cellules

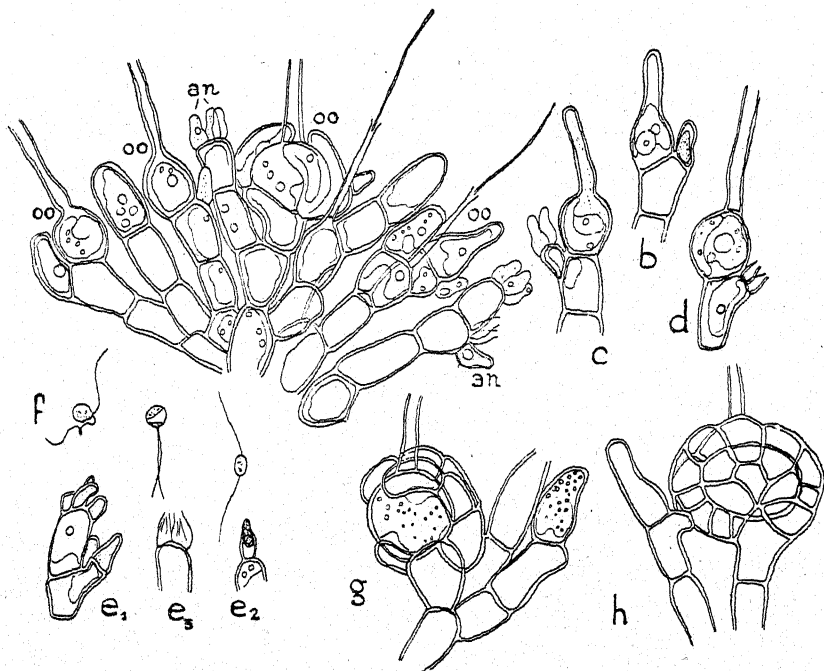


FIG. 150. — *Coleochaete pulvinata*,  $\times 315$ , d'après PRINGSHEIM (1860). — a. Portion d'un thalle fructifié avec des oogones (oo) et des anthéridies (an). — b., c., d. États successifs du développement de l'oogone : (d) oogone fécondé. — e<sub>1</sub>, e<sub>2</sub>, e<sub>3</sub>. Anthéridies à divers états. — f. Anthérozoïde. — g. Oogone fécondé et filaments recouvrants. — h. Oogone presque mûr entouré d'une écorce.

(fig. 151, d, e), puis la membrane de l'œuf se rompt et les cellules mises en liberté prennent les caractères de zoospores à deux cils (fig. f) qui se développent immédiatement en un nouveau thalle. D'après ALLEN, la première division à l'intérieur de la zygote a lieu suivant le schéma hétérotypique, la seconde est une division du type homéotypique : la réduction chromatique a donc lieu dès la germination de l'œuf.

Les *Coleochaete*, malgré la complexité de leur reproduction sexuée, doivent donc être considérés comme des *haplobiontes haploïdes*.

Aux Chaetophoracées se rattache la famille suivante :

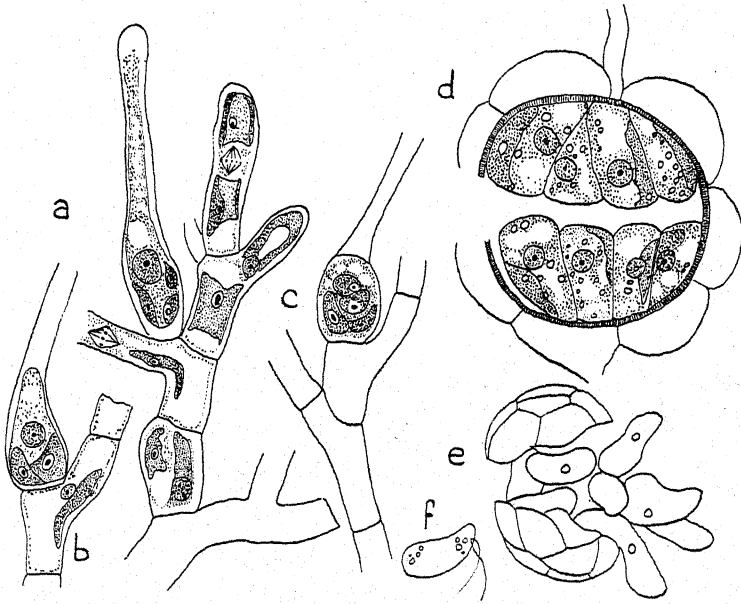


FIG. 151. — *Coleochaete pulvinata* : a. Oogone encore fermé. — b. Oogone ouvert. — c. Oogone fécondé, les noyaux sexuels au contact. — d. Zygote germant, d'après OLTMANN (1898). — e. Zygote germant donnant 8 cellules. — f. Zoospore provenant de cette germination,  $\times 410$ , d'après CHODAT et WEST (1927).

### Trentepohliacées.

Les Trentepohliacées sont des Algues présentant des caractères spéciaux en relation avec leur adaptation à la vie aérienne. Dans nos climats s'observent plusieurs espèces de *Trentepohlia* (fig. 152) vivant à la surface des rochers, ou sur la paroi des murs, ou l'écorce des arbres (*T. aurea*, *T. umbrina*, *T. Jolithus*). Elles forment souvent des plaques étendues d'une couleur orangée. Cette teinte est due à l'abondance d'un pigment orangé (fig. 152, h) accumulé en nombreuses gouttelettes à l'intérieur des cellules et qui masque la couleur verte des plastides. La forme ordinaire du thalle, chez les espèces de région tempérée, est celle d'un gazon court, microscopique, formé de filaments dressés s'élevant au-dessus d'autres filaments qui rampent à la surface du substratum. Dans les régions tropicales, les espèces de *Trentepohlia* sont très nombreuses et beaucoup d'entre elles vivent à la surface des feuilles : elles sont *épiphylls*. Les filaments de la base sont alors plus importants et ils se soudent entre eux pour former une sorte de disque d'où s'élèvent des branches dressées. Cette disposition devient plus marquée encore et constante dans le genre *Phycopeltis*. Chez les *Cephaleuros*, le thalle se développe au-dessous de la cuticule des feuilles et parmi les cellules assimilatrices de l'hôte, où il s'étend à la manière d'un parasite et présente un mode de vie très analogue à celui d'un Champignon.

La reproduction chez les *Trentepohlia* a lieu par des sporanges de plusieurs sortes. Les uns sont des gamétanges (fig. 152, *b*, *e*) qui donnent naissance à des gamètes à deux cils, copulant entre eux d'une manière isogame. Les autres sont des zoosporanges (fig. *d*) qui ont une position terminale et sont portés par une cellule recourbée un peu en forme de crochet. Ces sporanges sont susceptibles de se détacher d'une seule pièce de leur cellule-support

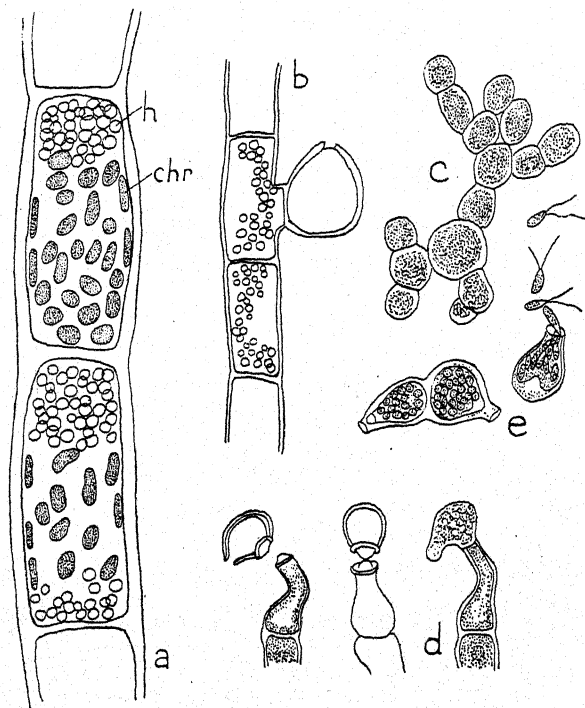


FIG. 152. — *a*, *b*. *Trentepohlia aurea* : (*a*) Deux cellules montrant les chromatophores (*chr*), et les gouttelettes d'hématochrome (*h*). — *b*. filament avec un gamétange Original. — *c*, *d*, *e*. *Trent. umbrina* : (*c*) thalle végétatif; (*d*) sporanges à divers états; (*e*) gamétanges, d'après OLTMANN'S (1922).

puis d'être entraînés par le vent et disséminés au loin. Lorsqu'ils rencontrent des conditions d'humidité suffisantes, ils germent en produisant des zoospores. La chute des zoosporanges est facilitée par un dispositif spécial assurant la séparation facile d'avec la cellule-support. On a pu comparer avec raison ces sporanges avec les conidies des champignons *Peronospora* et y voir une adaptation au milieu aérien.

Chez les *Cephaleuros*, la comparaison est encore plus justifiée avec un champignon porteur de conidies, car certains rameaux de l'Algue sortent seuls, en petit nombre, en dehors de la plante hospitalière et portent des sporanges à la manière d'un conidiophore.

6. **ÆDOGONIACÉES**

Les *Ædogoniacées* sont des Algues exclusivement d'eau douce (*Ædogonium*, *Bulbochaete*), ou ayant un habitat terrestre (*Ædocladium*).

Le genre *Ædogonium* (fig. 153) est le plus connu et celui qui renferme le

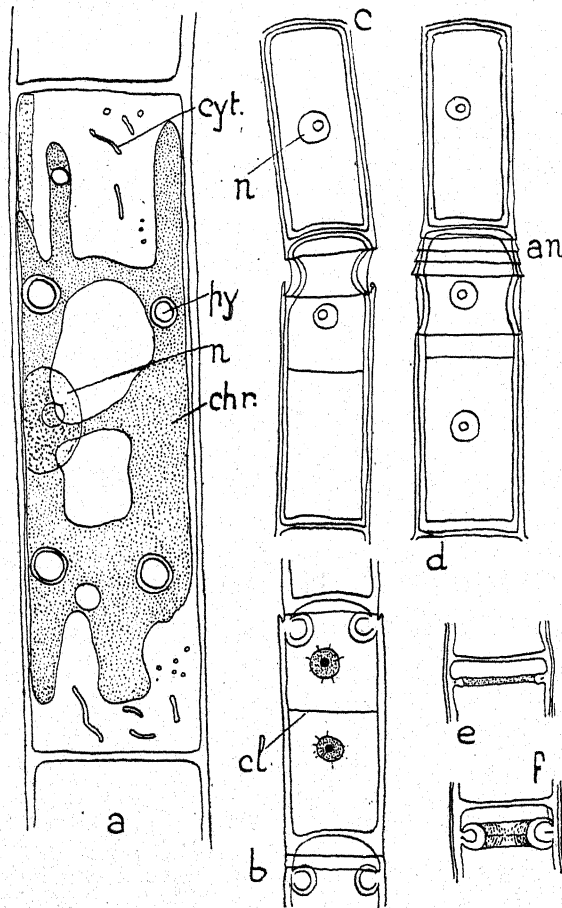


FIG. 153. — a. *Ædogonium* sp. cellule montrant le noyau (n), le chromatophore (chr), les pyrénoïdes (py), les cytosomes (cyt). Original. — b. *Æd. Borisianum* d'après HIRN : (cl) jeune cloison séparant deux noyaux-fils. — c., d. *Æd.* sp., d'après VAN WISSE-LINGH ; formation des anneaux cuticulaires (an). — e., f. *Æd. tumidulum*, début de la formation d'un anneau, d'après STRASS-BÜRGER.

plus grand nombre d'espèces. Celles-ci représentent des Algues filamenteuses dont beaucoup sont très communes dans les petites étendues d'eau tranquille. A l'origine, les filaments sont fixés par leur cellule basale qui émet à

sa partie inférieure des digitations analogues à des crampons, mais les *Oedogonium* deviennent fréquemment libres et flottants à l'état adulte.

Les cellules sont pourvues d'un chromatophore pariétal irrégulièrement découpé en lanières anastomosées entre elles et ce chromatophore porte de place en place des pyrénoides, entourés d'amidon; elles renferment toujours un seul noyau (fig. 153, *a*).

La division cellulaire a lieu suivant un mode très particulier, parce qu'elle s'accompagne d'un allongement rapide de la partie supérieure des cellules en division (fig. 153, *b, c, d*).

Un peu auparavant se produit à la partie supérieure des cellules un bourrelet formé par la région interne cellulosique de la membrane et auquel ne participe pas la cuticule extérieure. Puis le noyau se divise et il apparaît une mince cloison entre les deux noyaux-fils (fig. *b, cl*); cette cloison, au début, n'adhère pas encore à la paroi latérale des cellules. Le bourrelet de

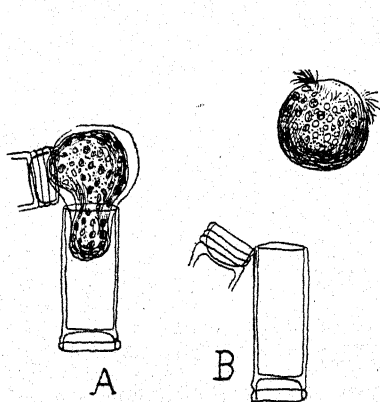


FIG. 154. — *Oedogonium concatenatum* Wittr.,  $\times 235$ , d'après HIRN : A., B. Deux stades de la sortie d'une zoospore.

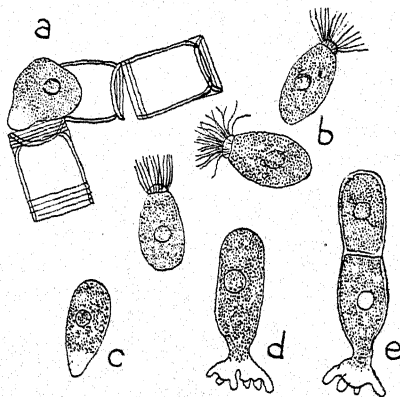


FIG. 155. — *Oedogonium vesiculatum* Link.,  $\times 300$ , d'après THURET (1850) : a. Sortie d'une zoospore. — b. Zoospores libres. — c., d., e. Germination de la zoospore.

la membrane qui s'était accru pendant ce temps vers l'intérieur comme un anneau creux (fig. *e f*) s'ouvre pendant ce temps vers l'extérieur par suite de la formation d'une ligne de rupture circulaire entamant la cuticule et, grâce à cette rupture, l'anneau se développe en un cylindre creux qui s'accroît très vite (fig. *c, d*) et détermine ainsi un allongement rapide de la partie supérieure de la cellule. La mince cloison transversale qui s'était formée précédemment se déplace et vient fixer sa position au niveau de la rupture qui s'est produite dans la paroi extérieure. Ainsi ont pris naissance deux cellules dont la supérieure possède une membrane qui est presque entièrement de nouvelle formation, mais qui garde à son sommet une sorte de capuchon provenant de la cuticule de l'ancienne membrane. Comme les divisions se répètent très souvent plusieurs fois de suite dans la même cellule, il n'est pas rare d'observer plusieurs capuchons emboîtés les uns dans les autres

(fig. d, an) et qui demeurent comme des témoins des divisions successives. A ce caractère il est facile de reconnaître un filament d'*Ædogonium* en l'absence de tout organe reproducteur.

La reproduction des *Ædogonium* a lieu asexuellement par des zoospores ou sexuellement par des œufs formés par oogamie.

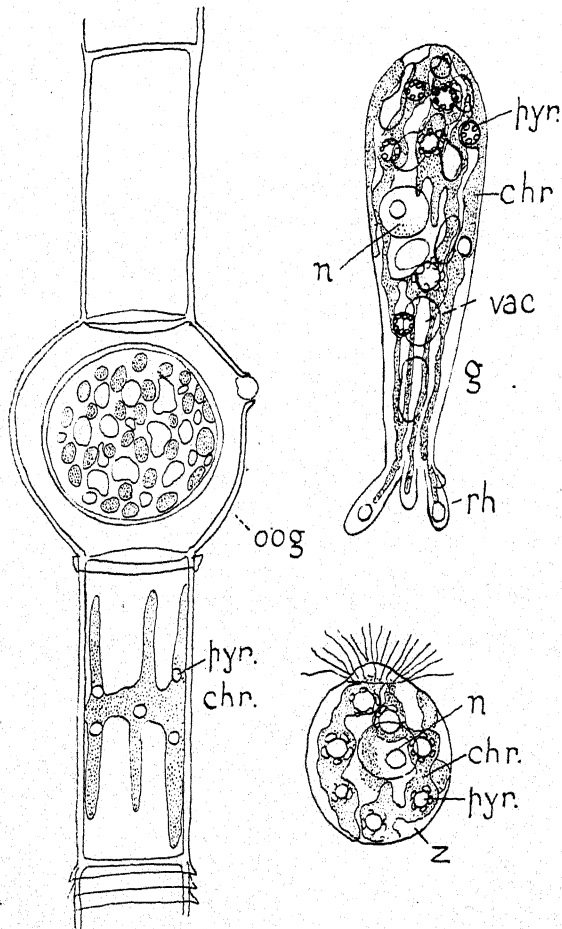


FIG. 156. — *Ædogonium* sp. Original,  $\times 675$  : (oog) oogone ; (z) zoospore ; (g) plantule provenant de la germination de la zoospore.

Les zoospores (fig. 154, 155), assez grosses et multiciliées, prennent naissance isolément dans des cellules ordinaires du thalle dont elles s'échappent à la suite de la rupture de la membrane suivant une ligne circulaire, ce qui provoque la cassure du filament à ce niveau. Les zoospores sont vertes avec un pôle antérieur incolore, autour duquel s'attachent de nombreux cils. Elles se fixent, après avoir nagé un certain temps, par le pôle antérieur

et s'allongent pour constituer la première cellule d'un nouveau filament (fig. 155 *d, e*) qui développe aussitôt des rhizoïdes à sa base. La reproduction sexuée est un cas typique d'oogamie connu depuis fort longtemps par les recherches de PRINGSHEIM (1858).

Les oogones (fig. *oop*) se développent à partir de cellules du thalle qui grossissent beaucoup en prenant une forme ovale ou presque sphérique. Au moment de la maturation, le contenu protoplasmique se contracte à

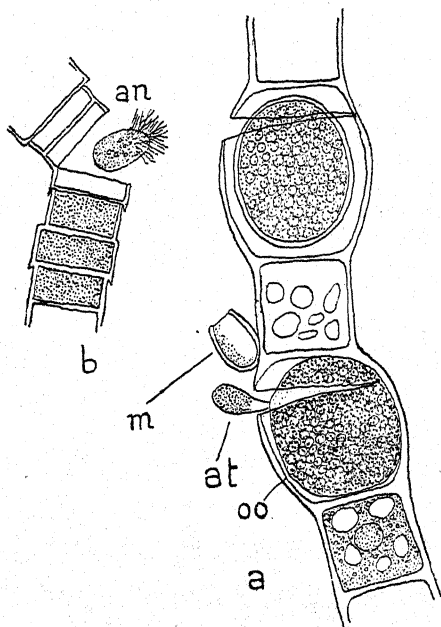


FIG. 157. — *Edogonium diplandrum*,  $\times 450$ , d'après KLEBS (1896) : a. Filament femelle au moment de la fécondation de l'oosphère (*oo*) par un antherozoïde (*at*); (*m*) mâle nain réduit à une seule cellule. — b. Filament mâle mettant en liberté une androspore (*an*).

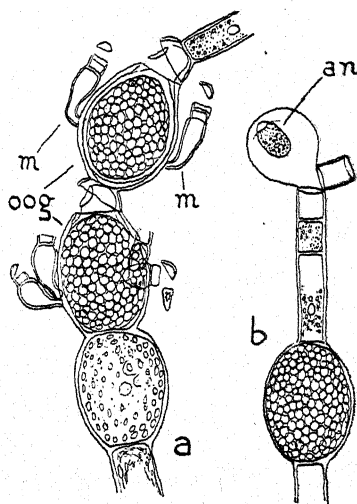


FIG. 158. — *Edogonium ciliatum*,  $\times 320$ , d'après PRINGSHEIM (1858) : a. Filament montrant 2 oogones fécondés (*oop*) sur lesquels sont fixés des filaments mâles nains (*m*). — b. Filament mettant en liberté une androspore (*an*) encore enveloppée dans une vésicule.

l'intérieur de l'oogone, en même temps qu'une ouverture se fait dans la paroi. Cet orifice, qui livrera passage à l'antherozoïde, consiste en un pore arrondi produit par la dissolution en un point de la membrane de l'oogone, ou bien il s'établit après la rupture de cette membrane suivant une fente transversale.

Les anthéridies se forment un certain nombre, côte à côte, soit sur les mêmes filaments que les oogones (espèces monoïques), soit sur des filaments différents (espèces dioïques). Ce sont de petites cellules qui produisent à leur intérieur ordinairement deux antherozoïdes, mis en liberté par rupture de la membrane suivant une ligne circulaire. Ces antherozoïdes

ressemblent aux zoospores asexuées, mais ils sont bien plus petits et leur coloration est vert pâle.

Chez beaucoup d'espèces (qualifiées de *nanandriques*) des éléments ciliés analogues à des anthérozoïdes se forment sur des filaments, mais, au lieu de se comporter comme des gamètes mâles, ils germent en produisant des filaments très petits et très courts, réduits à quelques cellules dont la supérieure devient une anthéridie et produit deux ou un seul anthérozoïde (fig. 158 *m*). Ces éléments ciliés sont appelés des *androspores* (fig. 157, 158 *an.*). Généralement ces androspores se fixent et germent à la surface de l'oogone, ou dans son voisinage et, comme l'oogone n'est pas ordinairement arrivée à maturité à cette époque, il en résulte que la production de filaments mâles nains vient s'interposer comme une seconde génération qui permet d'attendre le moment où les oogones sont mûrs.

L'œuf, une fois formé, s'entoure d'une épaisse membrane et passe à l'état de vie ralentie jusqu'au moment de la germination. Celle-ci a lieu de telle sorte que le contenu de l'œuf se divise et donne naissance à quatre zoospores (fig. *c, d*). Le cycle évolutif des *Edogonium* est encore imparfaitement connu. On suppose que la réduction chromatique a lieu au moment de la germination de l'œuf. Les expériences de KLEBS sur les conditions de la formation des zoospores et des organes sexuels, semblent d'ailleurs indiquer qu'il n'y a pas de génération sporophytique et de génération gamétophytique constituées par des individus distincts. Les *Edogonium* sont donc très probablement des *haplobiontes*.

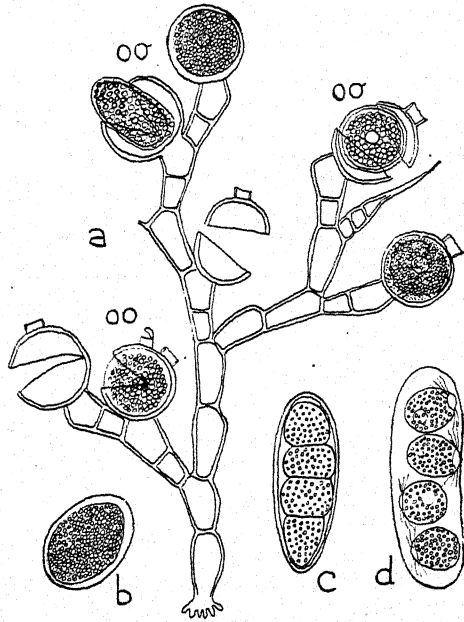


FIG. 159. — *Bulbochaete intermedia*,  $\times 225$ , d'après PRINGSHEIM (1858) : *a*. Plante entière portant des oogones en voie de déhiscence d'où sortent des œufs. — *b*. Œuf libre s'allongeant. — *c.*, *d*. Germination de l'œuf donnant 4 zoospores.

#### BIBLIOGRAPHIE

- CARTER (N.). — An investigation into the Cytology and Biology of the Ulvaceae (*Ann. of Bot.*, 40, p. 665, 1926).

- CHOLNOKY (B. V.). — Planogonidien u. Gametenbildung bei *Ulothrix variabilis* Kg. (Beih. z. Botan. Centralbl., 49, p. 221, 1932).
- DANGEARD (Pierre). — Note sur l'*Endoderma viridis* (Bull. Soc. Bot. France, 1926).
- GROSS ILSE. — Entwicklungsgeschichte, Phasenwechsel und Sexualität bei der Gattung *Ulothrix* (Arch. f. Protistenk., 73 Heft 2, p. 206, 1931).
- HARTMANN (M.). — Über die Sexualität und den Generationswechsel von *Chaetomorpha* und *Enteromorpha* (Ber. d. d., Bot. Gesell., 47, p. 485-494, 1929).
- HUBER (J.). — Contribution à la connaissance des Chaetophorées épiphytes et endophytes (Ann. Sc. Nat., 7<sup>e</sup> s., t. 16, 1892).
- KRETSCHMER (H.). — Beiträge zur Cytologie von *Ædogonium* (Arch. f. Protistenk., 71, p. 101, 1930).
- KYLIN (H.). — Über Heterogamie bei *Enteromorpha intestinalis* (Ber. d. d., Bot. Gesell., Bd. 48, H. 10, p. 458, 1930).
- MEYER (K. I.). — Über den Befruchtungsvorgang bei *Chaetonema irregulare* Nowak. (Arch. f. Protistenk., 72, p. 147, 1930).
- MIYAKE (K.) et KUNEDIA (H.). — On the conjugation of gametes and the development of the zoospores in Ulvaceae (Journ. of the Coll. of Agricult. Imper. Univ. of Tokyo, XI, p. 341-357, 1931).
- OHASHI, HIRO. — Cytological study of *Ædogonium* (Bot. Gaz., 76, p. 1-31, 1928).
- OLTMANN (Fr.). — Die Entwicklung der Sexualorgane bei *Coleochaete pulvinata* (Flora, 85, 1898).
- PASCHER (A.). — *Ædogonium*, ein geeignetes Objekt für Kreuzungsversuche an einkernigen, haploiden Organismen (Ber. d. deutsch. bot. Gesell., Bd. 36, H. 3, 1918).
- PRINGSHEIM (N.). — Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen I Morphologie der *Ædogonien*, taf. I-VI (Pringsh. Jahr. I, p. 11-81, 1858); III, Die *Coleochaeten*, (Ibid., 1858).
- REICH (K.). — Zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte und Cytologie von *Stigeoclonium* (Arch. f. Protistenk., 53, 1926).
- SCHILLER (J.). — Beobachtung über die Entwicklung des roten Augenflecks bei *Ulva lactuca* (Öster. bot. Zeitschr., 72, p. 236, 1923).
- SCHUSSNIG (Br.). — Des generations und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen (Öster. bot. Zeitschr., 79, p. 58-77, 1930).
- Die mitotische Kernteilung bei *Ulothrix zonata* Kütz. (Zeitschr. f. Zellforsch. und mikr. Anat., Bd. 10, Heft. II, 1930).
- SPESSARD (E. A.). — Fertilization in a living « *Ædogonium* » (Bot. Gaz., 89, p. 385-393, 1930).
- \* TIFFANY (L. H.). — The algal genus *Bulbochaete* (Transac. Americ. Microsc. Soc. 47, p. 121-177, pl. 14-23, 1928).
- A Key to the species, varieties and forme of the Algal genus *Ædogonium* (Ohio Journ. Sc., 29, p. 62-80, 1929).
- USPENKAJA (W. J.). — Über die Physiologie und die Formen von *Draparnaldia glomerata* Agardh (Zeitschr. f. Botan., 22, p. 337, 1929-1930).
- WESLEY (O. C.). — A sexual reproduction in *Coleochaete* (Bot. Gaz., 76, p. 1-31, 1928).

## CHAPITRE X

# CHLOROPHYCÉES (suite).

---

### IV. — SIPHONOCCLADALES

Les Siphonoccladales sont caractérisés par leur thalle formé d'articles plurinucléés, de formes très variées, séparés les uns des autres par des cloisons. Chez les genres les plus communs de nos côtes, tels que les *Cladophora*, *Rhizoclonium*, et *Urospora*, la structure rappelle celle des Ulothricales ; ces Algues sont formées de filaments ramifiés ou non et il serait particulièrement facile de confondre un *Urospora* par exemple avec un *Ulothrix*, d'après l'apparence extérieure.

Le plus grand nombre des Siphonoccladales cependant groupe des Algues exotiques, ou vivant dans les mers chaudes, dont le thalle revêt la forme de réseaux, de lames, d'appareils plus ou moins complexes, composés d'ailleurs toujours essentiellement d'articles soudés ensemble.

Les Siphonoccladales peuvent être divisées de la façon suivante :

- 1<sup>o</sup> Cladophoracées.
- 2<sup>o</sup> Siphonoccladacées.
- 3<sup>o</sup> Valoniacées.
- 4<sup>o</sup> Dasycladacées.

Nous traitons en marge des Siphonoccladales le groupe des Sphaeroplécées, composé d'Algues d'eau douce, dont les caractères sont un peu intermédiaires entre ceux des *Ulothrix* et ceux des *Cladophora*.

#### 1. CLADOPHORACÉES

Le type de ce groupe est le genre *Cladophora* qui renferme des Algues marines ou d'eau douce, à structure filamenteuse, généralement très ramifiées.

Les divisions du thalle comprises entre deux cloisons transversales ne sont pas, chez les *Cladophora*, comparables à des cellules ordinaires : ce sont en effet des éléments plurinucléés, c'est-à-dire des cénocytes et elles contiennent un chromatophore complexe, en forme de réseau ou de cylindre creux, perforé, avec de nombreux pyrénoides dispersés à sa surface (fig. 161). Le protoplasme forme, comme d'habitude, une plaque pariétale, mais il envoie en outre très souvent, au travers de la grande vacuole centrale, des fils

très fins, anastomosés en réseau irrégulier. Les « cellules » des *Cladophora* sont

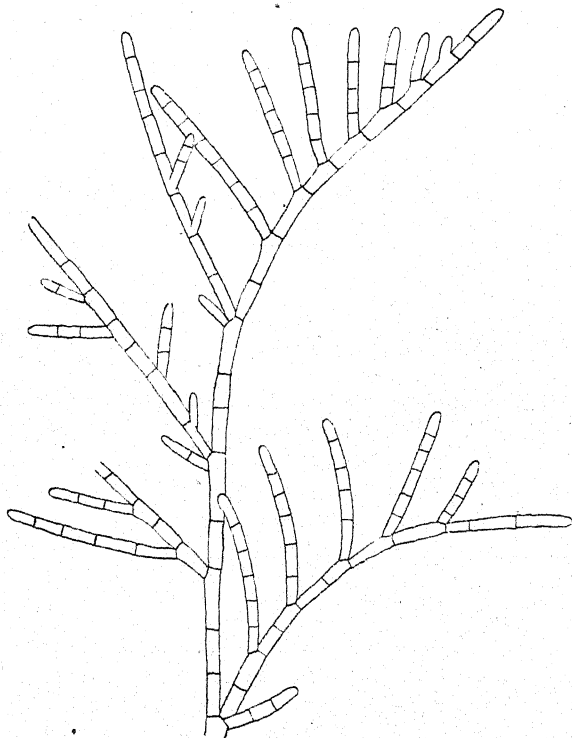


Fig. 160. — *Cladophora refracta* Kützinger : rameau,  $\times 75$ . Original.

souvent très grosses et leur membrane très épaisse; le cloisonnement transver-

sal débute par la formation d'un anneau (fig. 162) qui se développe vers le centre, de façon à étrangler en son milieu la masse protoplasmique. Ce mode de cloisonnement rappelle celui des *Spirogyra*.

La croissance chez les *Cladophora* est presque exclusivement terminale et la ramification est due à des prolongements qui se forment, généralement à la base des cellules apicales et qui se séparent de ces dernières par le moyen d'une cloison. A la base, les touffes de *Cladophora* se fixent par des rhizoïdes émanant des cellules de cette région.

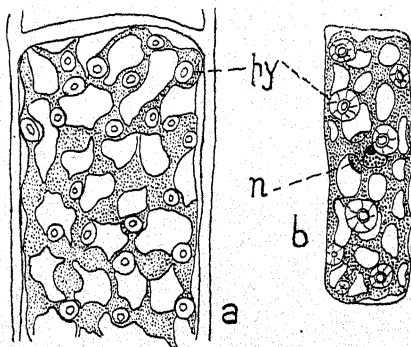


Fig. 161. — Cellules de Cladophoracées d'après Fr. GAY (1891) : a. Demi-cellule de *Cladophora fracta* f. *dimorpha* montrant le chromatophore (chr.) et les pyrénioïde (py),  $\times 450$ . — b. *Rhizoclonium hieroglyphicum*, cellule uninucléée à chromatophore réticulé : (py) pyrénioïde ; (n) noyau,  $\times 1.100$ .

La reproduction chez les *Cladophora* a lieu par des zoospores ou par des œufs formés par isogamie. Les zoosporanges (fig. 162) sont des cellules ordinaires du thalle, généralement voisines de l'extrémité des rameaux, dont le contenu se divise en un grand nombre de zoospores. Celles-ci sont mises en liberté par un orifice arrondi qui s'établit dans la paroi latérale du zoos-

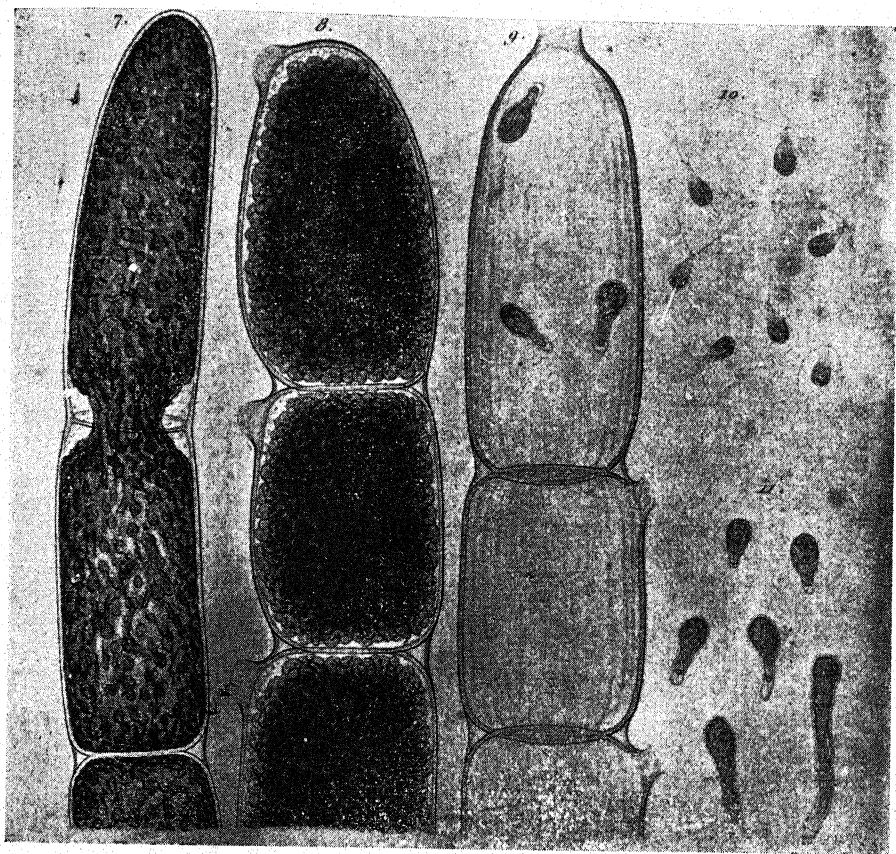


Fig. 162. — *Cladophora glomerata* Kütz. — (7) Extrémité d'un filament au moment de la formation d'une cloison ; (8) filament montrant des zoosporanges mûrs ; (9) filament avec zoosporanges vides ; (10) gamètes à 2 cils ; (11) germination × 330, d'après THURET (1850).

porange. Les zoospores ont deux cils (*Cl. glomerata*) ou le plus souvent quatre cils : après s'être fixées elles reproduisent directement un nouveau thalle.

La reproduction sexuée se produit par fusion de gamètes mobiles à deux cils (fig. 162) qui sont semblables entre eux (isogamie). Les individus producteurs de gamètes sont toujours différents de ceux qui produisent les zoospores et, d'autre part, il y aurait dioécie et la copulation n'aurait jamais lieu entre gamètes provenant d'un même thalle (BJÖRN FÖYŃ). Il y a des thalles de sexes différents dont les gamètes sont susceptibles de copuler entre eux

mais, comme il n'existe aucune différence morphologique entre les sexes, on est conduit à employer les termes de thalles et de gamètes + et —. Les différences existant entre gamètes sont peut-être d'ailleurs d'ordre physiologique, car si l'on mélange des gamètes de sexes opposés, il se forme de petits groupes dans lesquels on peut reconnaître qu'un gamète se trouve entouré par un grand nombre de gamètes du sexe différent. Si ce cas est analogue à celui qui a été signalé par BERTHOLD et OLTMANNS chez l'*Ectocarpus siliculosus*, nous aurions donc un moyen de distinguer les gamètes mâles et les gamètes femelles.

L'alternance des générations chez les *Cladophora* est tout à fait compa-

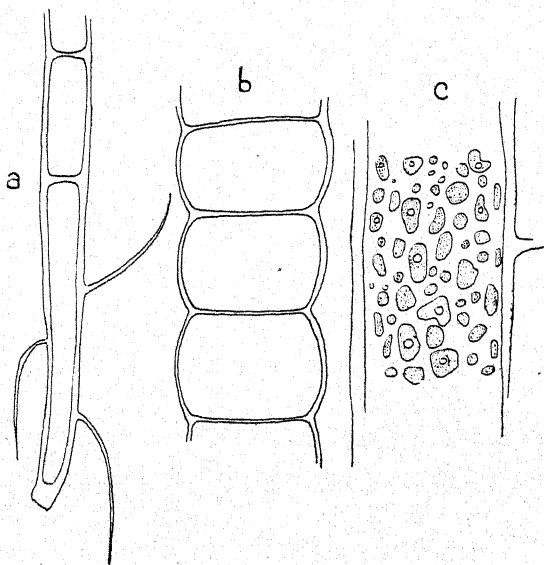


FIG. 163. — *Chætomorpha Melagonium* : a. Base d'un filament. — b. Cellules de la partie moyenne. — c. Chromatophores pariétaux distincts dont certains portent des pyrénoïdes.

rable à celle des Ulvacées (B. FÖYN, 1929). L'examen cytologique des plantules a montré que la première division de la zygote n'était pas une division réductrice, mais une division équationnelle. Les plantules qui se développent à partir de l'œuf sont donc diploïdes et elles donnent naissance à des individus producteurs de zoospores. La réduction chromatique devait donc être recherchée dans les zoosporanges et, c'est bien là effectivement qu'elle a été observée (SCHUSSNIG, FÖYN, HIGGINS).

L'alternance des générations chez les *Cladophora* comporte donc un balancement plus ou moins régulier entre un sporophyte à  $2n$  chromosomes et un gamétophyte à  $n$  chromosomes. Le nombre  $n$  est ici environ 16 (*Cladophora pellucida*).

La séparation entre individus de sexes différents (dioécie) serait accom-

pagnée, d'après SCHUSSNIG, d'une différence dans les chromosomes : il y aurait en effet un hétérochromosome  $x$  ou chromosome sexuel chez le *Cl. Suhriana*. L'existence de ce chromosome  $x$ , discutée tout d'abord par FÖRN et HARTMANN, a été reconnue à nouveau dans des recherches ultérieures de SCHUSSNIG. On peut l'observer au cours des divisions végétatives des diplointes (sporophytes) (1) qui renferment  $12 + x$  chromosomes. Après la division réductrice, il se produit des noyaux à  $(n + o)$  et des noyaux à  $(n + x)$  chromosomes. Il est donc possible que les gamètes de sexes différents soient caractérisés, chez ce *Cladophora*, par la présence ou l'absence de l'hétérochromosome.

L'absence de ramification régulière permet de distinguer des *Cladophora* les genres *Rhizoclonium*, *Chaetomorpha* (fig. 164) et *Urospora*. Le genre *Lola* a été créé par HAMEL (1929) pour des *Chaetomorpha* hétérogames. Les *Urospora* sont caractérisés par leurs zoospores piriformes, se terminant en pointe à l'arrière ; l'apparence de ces Algues est celle de filaments d'*Ulothrix* et leur reproduction sexuée est hétérogame.

## 2. SIPHONOGLADACÉES

Les Siphonocladacées, Algues des mers chaudes, sont apparentées à nos *Cladophora* indigènes, en ce sens que leur thalle est également constitué d'articles plurinucléés séparés par des cloisons, mais elles atteignent une différenciation bien plus grande dont nous allons donner quelques exemples.

1. Dans le noyau au repos, le chromosome  $x$  est accolé au nucléole dont il se sépare à la prophase. Il pourrait donc être confondu avec un corps de nature nucléolaire.

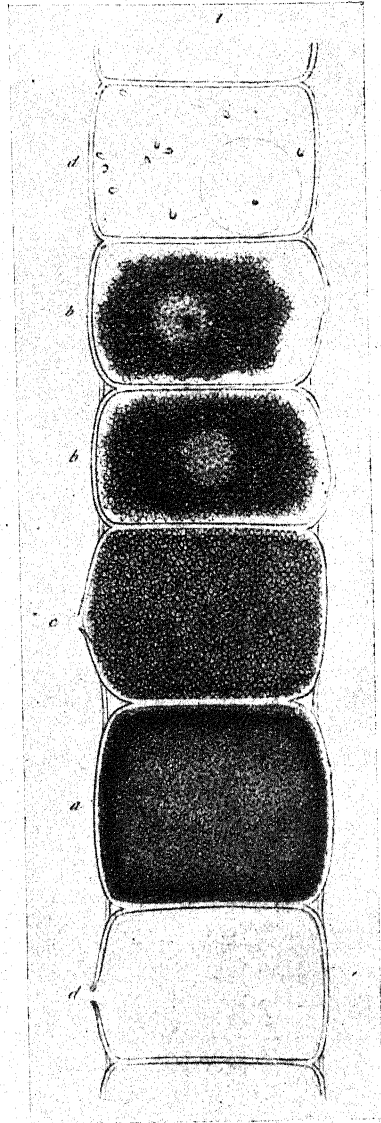


FIG. 164. — *Chaetomorpha aerea* Kütz. Portion d'un filament dont les articles sont représentés à différents états : (a) début de la transformation en zoosporange ; (b) stade plus avancé ; (c) zoosporange pourvu d'un orifice, mais non encore déhiscent ; (d) zoosporange vide ou contenant encore quelques zoospores,  $\times 150$  ; d'après THURET (1850).

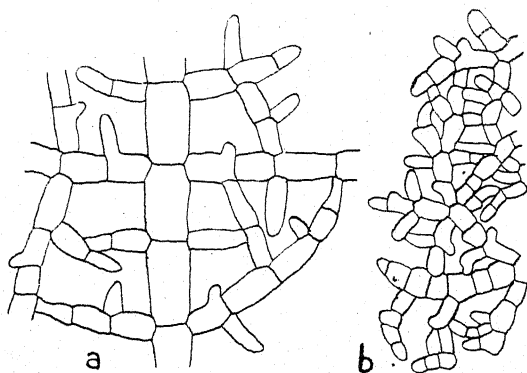


FIG. 165. — a. *Microdictyon Agardhianum* Decsn.,  $\times 40$ ; portion du thalle. — b. *M. Calodictyon* (Mont.) Decsn.,  $\times 40$ ; bord du thalle, d'après BÖRGESSEN (1925).

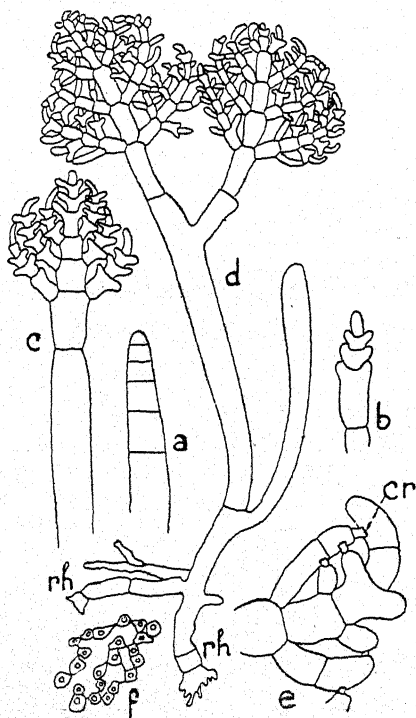


FIG. 166. — *Struvea anastomosans* (Harv.) Piccone, d'après BÖRGESSEN (1913): a., b., c. Stades successifs montrant la formation de la fronde,  $\times 5$ . — d. Thalle adulte,  $\times 5$ : (rh.) rhizoïdes. — e. Mode de fixation des branches entre elles par des crampons (cr),  $\times 16$ . — f. Chromatophores avec pyrénoïdes,  $\times 190$ .

Les *Microdictyon* (fig. 165) se rencontrent par exemple aux Antilles. Leur thalle figure une lame aplatie, réticulée, dont les mailles sont formées par des branches ramifiées dans un même plan. Lorsqu'un rameau, au cours de sa croissance, rencontre une branche voisine, il se soude à elle dans la région de contact au moyen d'un bourrelet cellulosique. Ainsi prend naissance un réseau coloré en vert formé d'articles nombreux anastomosés. Le même cas existe chez les *Anadyomene*, mais les articles et les branches sont tellement serrés et soudés intimement qu'il se produit une lame compacte dépourvue de lacunes. Chez les *Boodlea* et les *Struvea* (fig. 146) les rameaux qui, en se développant, rencontrent une branche voisine, se fixent à cette dernière par des crampons différenciés (fig. e).

Il existe souvent une distinction nette, en un axe et des rameaux, par exemple chez les *Chamaedoris* et chez les *Struvea*.

## 3. VALONIACÉES

Les Valoniacées sont surtout connues par le genre *Valonia* (fig. 167). Ce sont des Algues d'une organisation très simple. Elles se composent toujours d'un petit nombre de grosses cellules (articles), renflées et gonflées de suc cellulaire. Elles peuvent être isolées ou groupées les unes à côté des autres. Lorsqu'elles se ramifient elles peuvent se séparer les unes des autres par des cloisons en forme de verre de montre. Une des formes les moins compliquées est représentée par le *Valonia ventricosa* (fig. 167, e) qui consiste en une

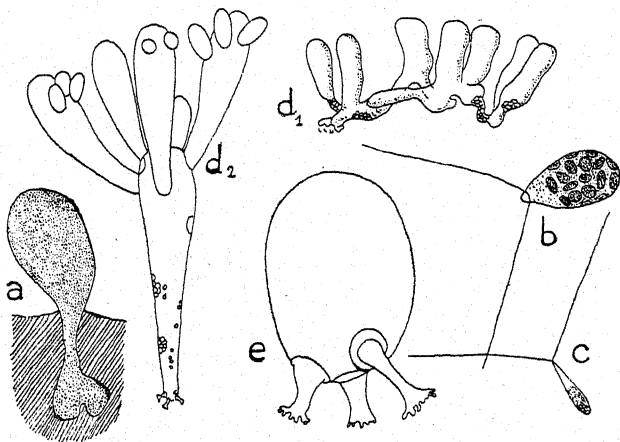


FIG. 167. — a. *Halicystis ovalis* (Lyngbl.) Aresch. Individu avec sa base endophyte.  $\times 32$ . — b. Zoospore. — c. Gamète (?), d'après KUCKUCK,  $\times 960$ , tiré de PRINTZ (1927). — d<sub>1</sub>, d<sub>2</sub>. *Valonia utricularis*, d'après OLTSMANN (1922) : (d<sub>2</sub>) thalle ramifié en hauteur, d'après SCHMITZ. — e. *Valonia ventricosa* J. Ag., jeune thalle,  $\times 40$ , d'après BÖRGESSEN (1913.)

grosse cellule ovale fixée à sa base par de nombreux crampons. Au voisinage des *Valonia* se place l'*Halicystis ovalis* (fig. 167, a) qui présente le degré le plus simple des Siphonocladales, puisqu'elle se compose d'une seule cellule fixée par sa base irrégulièrement ramifiée et logée dans la croûte d'un *Lithothamnion* (KUCKUCK, 1907).

L'*Halicystis*, ne présentant aucune cloison, pourrait être placé parmi les Siphonées, ou bien encore les raisons ne manqueraient pas de le comparer aux *Protosiphon* et aux *Botrydium*. La formation des spores est très spéciale ; une partie seulement de la cellule est utilisée dans ce cas et forme de nombreuses zoospores (fig. b) ; il ne se forme pas de cloison et le protoplasme et les noyaux qui ne prennent aucune part à la formation des spores peuvent remplir à nouveau la cellule après la sporulation.

## 4. DASYCLADACÉES

Les Dasycladacées se distinguent par la présence d'un axe qui porte des rameaux verticillés, le plus souvent ramifiés. Généralement une partie importante du thalle est incrustée de calcaire, c'est ce qui explique que beaucoup d'Algues de ce groupe se sont conservées à l'état fossile : on les désigne sous le nom de *Siphonées verticillées* ; elles se rencontrent en particulier dans le carbonifère, le trias, le crétacé et le tertiaire.

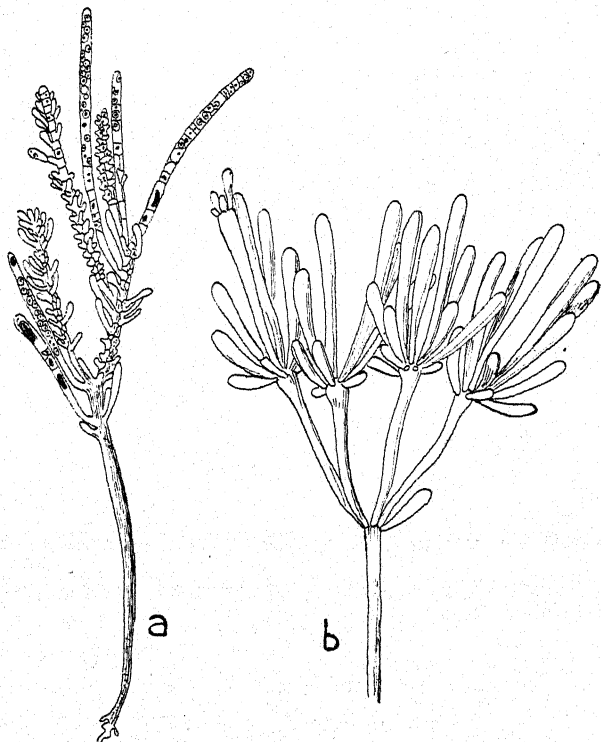


FIG. 168. — a. *Siphonocladus tropicus* (Crouan) J. Ag.,  $\times 2,7$ . — b. *Ernodesmis verticillata* (Kütz.) Börg.,  $\times 3,6$ , d'après BÖRGESSEN (1913).

Les Dasycladacées actuelles habitent exclusivement les mers chaudes du globe. En Méditerranée se rencontrent les *Dasycladus* et les *Acetabularia*. Les *Dasycladus* se composent d'un axe principal non ramifié sur lequel sont insérés régulièrement des rameaux verticillés au nombre de 10 à 15 par verticille. Ces rameaux, divisés plusieurs fois, portent des gamétanges globuleux qui fournissent un très grand nombre de gamètes, mais ceux-ci ne copulent entre eux que s'ils proviennent d'individus différents. La réduction chromatique a lieu probablement au cours des divisions du gamétange ; des plantes asexuées se multipliant par des zoospores n'étant pas connues, il est à prévoir que les *Dasycladus* sont des *diplontes*, avec une génération haploïde réduite à sa plus simple expression.

La réduction chromatique a été constatée par SCHUSSNIG (1929) à Naples chez un *Acetabularia*, avant la formation des gamètes. Les *Acetabularia* sont par conséquent des diplontes comme BONNET (1914) en avait eu déjà l'intuition.

Les *Neomeris* et *Cymopolia* ont une structure analogue à celle des *Dasycladus*, mais ils sont fortement incrustés de calcaire. Chez les *Neomeris*, les dernières ramifications sont renflées et elles se disposent les unes à côté des autres à la manière d'un parenchyme. Le thalle, vu extérieurement, apparaît couvert de facettes hexagonales pressées les unes contre les autres.

La même disposition de facettes s'observe chez les *Bornetella* qui habitent les mers australes et qui sont aussi fortement calcifiées. Les sporanges, au lieu d'être terminaux, sont disposés latéralement par rapport aux rameaux verticillés. C'est au voisinage des *Bornetella* que se placent les genres fossiles, dont les principaux sont les *Diplopore*, *Triploporella*, *Oligoporella* (voir p. 428).

Les Acétabulariées ont pour principal représentant l'élégant *Acetabularia mediterranea* dont le thalle est en forme d'ombrelle japonaise, supportée par une tige mince fortement calcifiée. L'ensemble atteint quelques centimètres de hauteur. Le plateau, en forme d'ombrelle, représente la partie fertile de la plante : il est constitué par des chambres rayonnantes séparées les unes des autres par des cloisons radiales et dans lesquelles se forment des kystes. Ces derniers sont mis en liberté et leur germination produit des gamètes dont la copulation a été observée par STRASSBÜRGER. Fait curieux, l'*Acetabularia mediterranea* est un organisme uninucléé, durant la phase végétative, comme vient de le montrer HAMMERLING (1931).

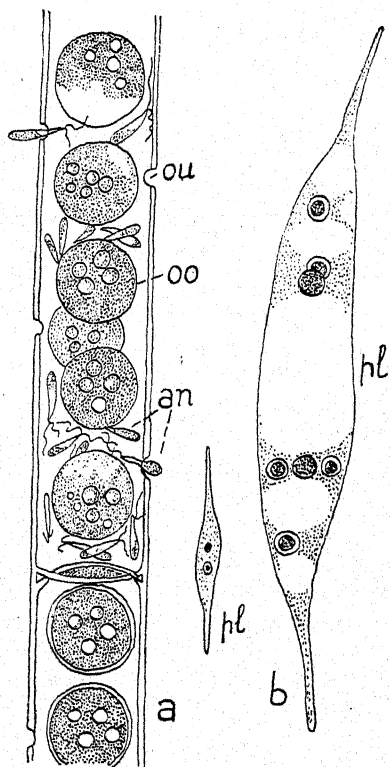


FIG. 169. — *Sphaeroplea annulina* d'après COHN (1856): a. Filament contenant des oosphères (oo) au moment de la fécondation par les anthérozoïdes (an) qui pénètrent par les orifices (ou). — b. Deux plantules (pl), d'après OLTMANN.

### SPHAEROPLÉACÉES

Le *Sphaeroplea annulina* (fig. 169) présente ce double caractère d'être une Algue rare et d'être le type unique d'un groupe très particulier. Le thalle

est filamenteux, non fixé, flottant dans les eaux douces, composé d'une seule file de cellules plurinucléées, séparées par des cloisons transversales. La présence de ces cellules à plusieurs noyaux et l'existence de chromatophores découpés et réticulés rapprochent les *Sphaeroplea* des Cladophoracées, mais l'absence de ramifications les en éloigne, de même que la reproduction sexuée qui est du type oogame ; la reproduction asexuée n'est pas connue.

Les gamètes se forment dans les cellules ordinaires du thalle. Celles qui évoluent en anthéridies se divisent un grand nombre de fois et produisent des anthérozoïdes très petits, en forme de fuseaux, faiblement colorés par un plaste jaunâtre et mobiles au moyen de deux cils. Ces anthérozoïdes s'échappent des gamétanges par des orifices arrondis ouverts dans la paroi. D'autres gamétanges divisent au contraire leur contenu en un petit nombre de grosses cellules qui s'isolent les unes des autres et prennent une forme arrondie : ce sont des oosphères (fig. 169, *oo*). A maturité elles demeurent à l'intérieur du gamétange, où elles sont fécondées par des anthérozoïdes qui ont pénétré par des orifices multiples (fig. 169, *ou*) découpés dans les parois. L'oosphère possède un chromatophore, un noyau et une tache incolore par où se fait la pénétration du gamète mâle. L'œuf mûr est sphérique, entouré d'une membrane épaisse : il germe en donnant 4 zoospores.

D'après une étude récente de FRITSCH (1929) sur le genre *Sphaeroplea*, dans laquelle sont décrites cinq espèces, il semble que ce genre doive être rapproché plutôt des *Ulothrix* que des Siphonocladales. Le chromatophore est formé d'anneaux transversaux (*S. annulina*), de bandes transversales (*S. tenuis*), ou bien d'un réticulum diffus chez le *S. africana*.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BORGESSEN (F.). — Marine Algae from Canary Isl. (*Kgl. Dansk. Vidensk. Selsk.*, 1925).
- CARTER (N.). — The cytology of the Cladophoraceae (*Ann. of Bot.*, vol. 33, p. 467-478, 1919).
- CHOLNOKY (B. VON). — Die Dauerorgane von *Cladophora glomerata* (*Zeitschr. f. Botan.*, 22, p. 545, 1929-1930).
- COHN (F.). — Mem. sur le développement et le mode de reproduction du *Sphaeroplea annulina* (*Ann. Sc. Nat. bot.*, 4<sup>e</sup> S. 5., 1856).
- CZEMPYREK (H.). — Beitrag zur Kenntniss des Schwärmerbildung bei der Gattung « Cladophora » (*Arch. f. Protistenk.*, 72, p. 433-452, 1930).
- DERBÈS et SOLIER. — Mémoire sur quelques points de la physiologie des Algues, 1852.
- FÖYN (B.). — Vorläufige Mitteilung über die Sexualität und Generationwechsel von *Cladophora* und *Ulva* (*Ber. d. d. bot. Ges.*, 47, p. 495-506, 1929).
- FRITSCH (F. E.). — The genus *Sphaeroplea* (*Annals of Bot.*, XLIII, n° CLXIX, p. I, 1929).
- HAMEL (G.). — Sur l'hétérogamie d'une Cladophoracée, *Lola* (nov. gen.). (*C. R. Ac. Sc.*, p. 1094, 1929).

- HAMMERLING (J.). — Entwicklung und Formbildungvermögen von *Acetabularia mediterranea* (Biol. Centralbl., 51, p. 633, 1931).
- HARTMANN (M.). — Über die Sexualität und den Generationwechsel von *Chaetomorpha* und *Enteromorpha* (Ber. d. d. bot. Gesell., 47, p. 485-494, 1929).
- HIGGINS (M. E.). — Reduction division in a species of « *Cladophora* » (Ann. of Bot., XLIV, p. 587-592, 1930).
- JOLLOS (V.). — Untersuchungen über die Sexualitätsverhältnisse von *Dasycladus claviformis* (Biolog. Centralbl., 64, 1926).
- KLEBAHN (G.). — Die Befruchtung von *Sphaeroplea annulina* Ag. (Berlin, 1899).
- KUCKUCK (P.). — Über den Bau und die Fortpflanzung von *Halicystis* und *Valonia* (Bot. Zeit., 65, 1907).
- LIST (H.). — Die Entwicklungsgesch. von *Cladophora glomerata* Kg. (Arch. f. Protistenk., 72, p. 453, 1930).
- SCHUSSNIG (B.). — Die reduktionsteilung bei *Cladophora glomerata* (Österr. bot. Zeitschr., 77, p. 62-67, 1928).
- Zur Entwicklungsgeschichte der Siphoneen (Ber. d. deutsch. Bot. Gesell., 46, 1928).
- Der chromosomencyclus von *Cladophora Suhriana* (Ibid., 79, 1930).
- SETCHELL (A.). — Notes on *Microdictyon* (Univers. Calif. Publ. Bot., Vol. 13, n° 3, p. 195 ; n° 8, p. 148).
- SVEDELIUS (N.). — Zur Kenntniss der Gattung *Neomeris* (Svensk. Botan. Tidskr., 17, 1923).
- THURET (G.). — Recherches sur les Zoospores des Algues et les Anthéridies des Cryptogames (Ann. des Sc. Nat. Bot., 3<sup>e</sup> s., 1850).
- T'SERCLAES (J. DE). — Le noyau et la division nucléaire dans le *Cladophora glomerata* (La cellule, t. 32, p. 311, 1922).
-

## CHAPITRE XI

# CHLOROPHYCÉES (suite).

---

### SIPHONALES

Les Siphonales présentent, parmi les Chlorophycées, le caractère bien particulier d'avoir un thalle tubuleux, non cloisonné normalement. C'est seulement en rapport avec la reproduction que de véritables cloisons apparaissent.

#### TYPE VAUCHERIA

Un des exemples le mieux connu de Siphonées est fourni par le genre *Vaucheria* que nous devons décrire avec quelques détails.

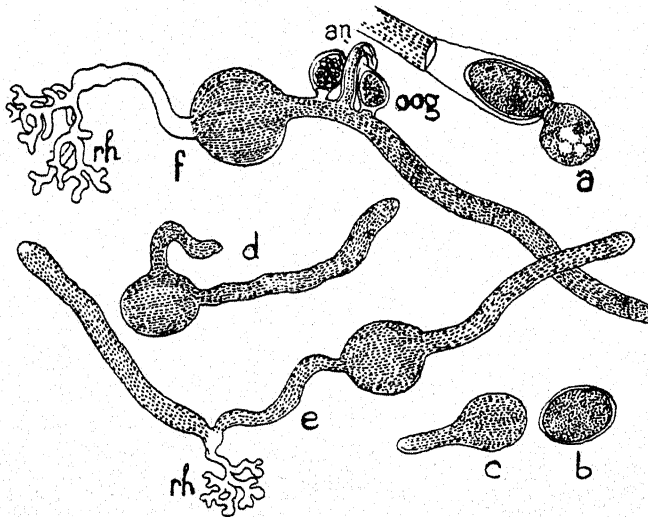


FIG. 170. — *Vaucheria sessilis* (Vauch.) de Cand., d'après SACHS (1873):  
a. Sortie d'une zoospore. — b., c., d., e. Stades successifs de la germination de la zoospore. — f. Plantule qui porte des oogones (oog.) et une anthéridie (an); (rh) rhizoïdes  $\times 27$ .

Les Vauchéries (fig. 170) (de VAUCHER, botaniste genevois) sont des Algues filamenteuses, vivant sur la terre humide ou dans l'eau douce.

Quelques-unes seulement vivent au bord de la mer, sur la vase des estuaires et des ports (*V. Thureti*, *V. dichotoma*). On les trouve fréquemment près des cascades, au bord des ruisseaux, où leurs filaments entrelacés forment des sortes de gazons ou de nattes d'un vert sombre. Rarement elles sont complètement immergées comme le *V. Schleicheri* qui vit et se reproduit par 18 à 20 m. de profondeur dans le lac d'Annecy (P. DANGEARD, 1925).

Le thalle se compose de filaments cylindriques plus ou moins ramifiés, colorés en vert foncé, dont une partie s'enfonce dans le sol, y devient peu à peu incolore et s'y divise en nombreuses branches qui jouent le rôle de rhizoïdes (fig. 170, *rh*).

Une portion de thalle, examinée à un fort grossissement, montre une

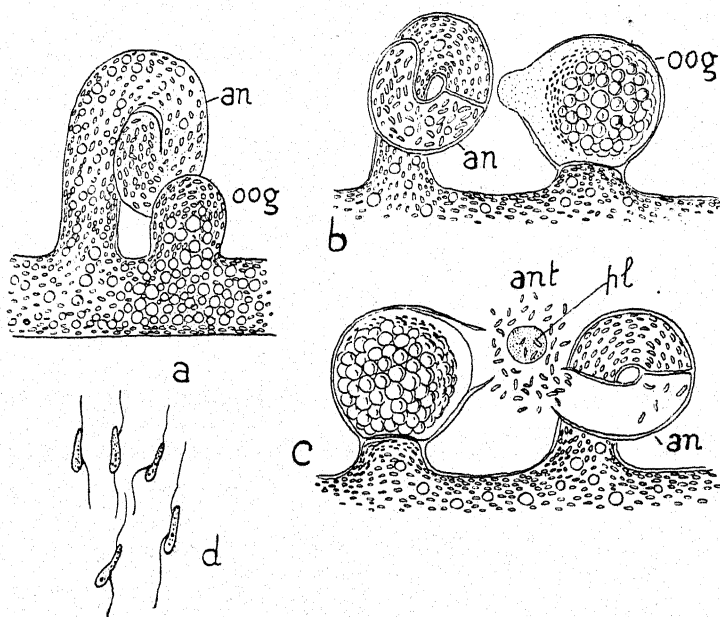


FIG. 171. — *Vaucheria sessilis* d'après OLTMANN. — a., b. Stades successifs de la formation des organes sexuels. — c. Fécondation : (an) anthéridie ; (ant) anthérozoïdes ; (oog) oogone ; (pl) plasma de l'anthéridie non utilisé. — d. Anthérozoïdes,  $\times 740$ , d'après WORONIN.

couche pariétale protoplasmique colorée en vert par la présence de nombreux chloroplastes et une vacuole centrale occupant l'intérieur mais pouvant envoyer des ramifications dans la couche pariétale. La structure du protoplasme se révèle facilement à l'observation vitale. Sur un fond protoplasmique paraissant homogène, on distingue les éléments suivants (fig. 352) : 1° des chloroplastes discoïdes dépourvus de pyrénoïdes et ne formant pas d'amidon ; certains d'entre eux apparaissent en voie de se diviser par une constriction médiane. 2° Plus difficiles à distinguer sont les noyaux nombreux et de petite taille. 3° De petits bâtonnets et quelques éléments

granuleux représentent le *cytome* et des gouttelettes de corps gras de tailles diverses s'accumulent parfois en grande abondance dans le protoplasme ou se montrent attachées aux plastes verts. Des courants protoplasmiques entraînent avec des vitesses variables toutes ces inclusions y compris les noyaux et les plastes.

On connaît chez les *Vauchéries* la reproduction asexuée par formation de zoospores et la reproduction sexuée.

La formation des zoospores (fig. 170 et fig. 172) est connue depuis longtemps (VAUCHER, 1803); elle s'observe facilement, lorsqu'on immerge dans l'eau une *Vauchérie* vivant normalement sur la terre humide (telle que *V. sessilis* par exemple). Au début du phénomène, un filament se renfle en

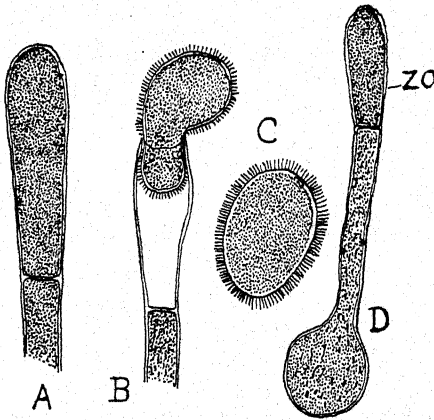


FIG. 172. — *Vaucheria repens*,  $\times 108$ , d'après KLEBS (1896). — A. Extrémité d'un filament avec zoosporange. — B. Sortie de la zoospore. — C. Zoospore libre. — D. Plantule provenant de la germination de la zoospore; cette plantule forme elle-même un nouveau zoosporange (zo).

massue à l'extrémité et cette région se sépare à sa base par une cloison (fig. A). Par suite d'une forte pression de turgescence qui se manifeste dans l'article ainsi isolé, il se fait bientôt une ouverture irrégulière au sommet; la masse protoplasmique qu'il contient s'est pendant ce temps organisée; les noyaux se sont répartis à la périphérie et, en relation avec chaque noyau, deux cils se sont formés. Cette masse multiciliée sort par son mouvement propre en s'étirant dans le passage (fig. B), puis elle nage librement dans l'eau. La grosse zoospore formée a de nombreux noyaux, de nombreux chromatophores, de nombreux cils; elle peut être consi-

dérée, si l'on veut, comme une zoospore composée, dont les éléments bicipités ne se sont pas séparés (fig. 172, C).

Après avoir nagé avec lenteur (1) pendant quelque temps la zoospore se fixe et germe immédiatement en donnant un ou plusieurs filaments tubuleux qui reproduisent une nouvelle plante (fig. 172, D).

La reproduction sexuée a été décrite de bout en bout, soit d'après l'Algue vivante, soit d'après des préparations fixées et colorées, chez le *Vaucheria sessilis* (OLTMANN). Il s'agit d'une espèce monoïque, ce qui est le cas général; les oogones et les anthéridies se forment côte à côte sur un même filament (fig. 171, a).

L'oogone et l'anthéridie naissent comme des diverticules du thalle qui,

1. Ceci n'est pas un caractère général et nous avons observé parfois des zoospores à nage très rapide.

au début, communiquent librement avec ce dernier : ils renferment donc de

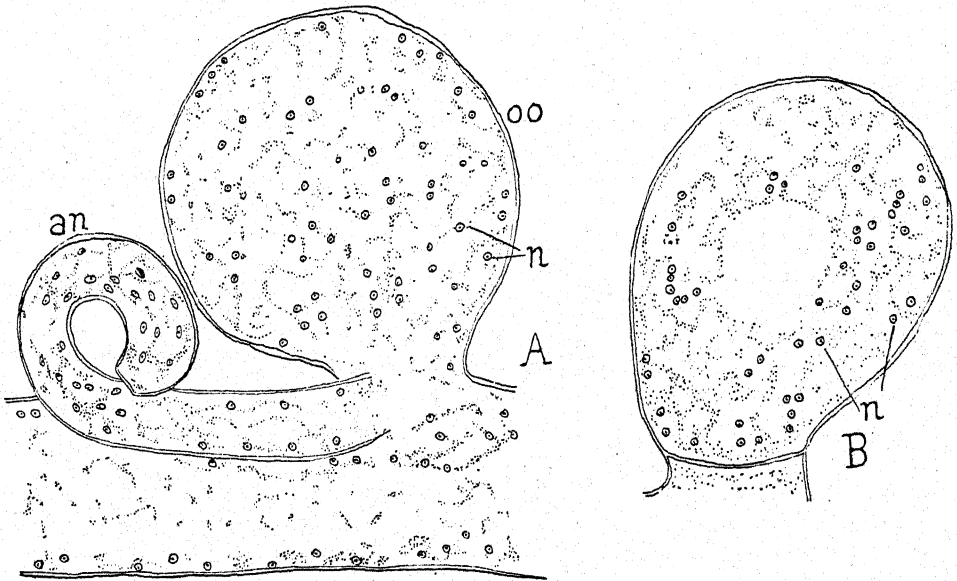


FIG. 173. — *Vaucheria uncinata* Kütz.,  $\times 1.000$ , d'après F. MOREAU (1914) : A. Anthéridie et oogone jeunes, multinucléées. — B. Oogone ayant formé une cloison à sa base ; (n) noyaux.

nombreux noyaux et de nombreux chloroplastes. L'oogone, un peu avant maturité, s'isole à sa base par une cloison ; elle ne contient plus à ce moment qu'un seul noyau, toujours de nombreux chloroplastes et beaucoup d'inclusions graisseuses. L'état uninucléé de l'oogone est atteint, d'après OLT-MANNS, à la suite de l'émigration de tous les noyaux qu'il contenait primitivement, sauf un seul qui persiste et qui deviendra le noyau femelle. Chez les *V. uncinata* (fig. 173), F. MOREAU (1914) observe au contraire que la cloison basale de l'oogone s'établit de bonne heure et il montre que tous les noyaux sauf un seul dégénèrent dans l'oogone. DAVIS (1904) était arrivé précédemment à une conclusion analogue pour le *V. geminata* (fig. 174).

A maturité, l'oogone développe une sorte de bec, formé de protoplasme incolore, qui fait hernie en un point du

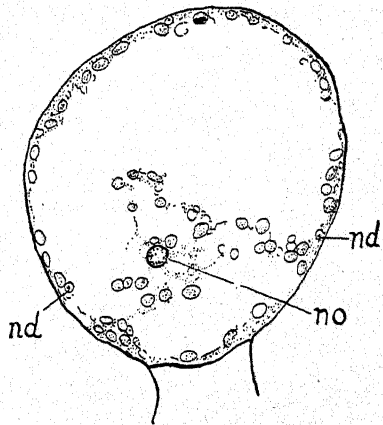


FIG. 174. — Oogone de *Vaucheria geminata* montrant le noyau privilégié femelle (no) et les noyaux dégénérés (nd), d'après DAVIS (1904)  $\times 600$ .

côté de l'anthéridie. La papille ainsi formée finit par s'ouvrir à l'extrémité (fig. c) et il semble qu'un peu de liquide soit émis au dehors.

Pendant ce temps, l'ébauche de l'anthéridie (fig. 171, *an*) s'est développée en un tube cylindrique contourné ; l'extrémité de ce tube se sépare du reste et devient l'anthéridie. A l'intérieur, de nombreux noyaux se disposent à la périphérie et s'organisent avec le protoplasme qui les entoure pour devenir chacun l'origine d'un gamète mâle ou anthérozoïde ; les chloroplastes demeurent inutilisés, de telle sorte que les anthérozoïdes mûrs (fig. d) apparaissent privés de chlorophylle et à peu près incolores.

L'anthéridie s'ouvre au sommet par un orifice circulaire et les anthérozoïdes sont mis en liberté, puis nagent librement ; ils sont allongés et très petits (PRINGSHEIM) et portent deux cils dirigés en sens inverse l'un de l'autre (fig. d).

L'oogone arrive à maturité un peu avant l'anthéridie : il y a fécondation et l'anthérozoïde pénétrant dans l'oogone, qui l'attire sans doute par chimiotactisme, se fusionne avec l'oosphère. L'œuf une fois formé s'entoure d'une membrane. Lorsqu'il germe, au bout d'un certain temps de repos, il produit directement un filament, origine d'une plante nouvelle.

Les différentes espèces de *Vaucheria* se différencient les unes des autres surtout par la situation et la forme de leurs organes reproducteurs sexués. Souvent l'oogone est porté par un rameau spécial et les anthéridies se groupent dans son voisinage en plus ou moins grand nombre. L'anthéridie peut s'ouvrir par un pore apical, ce qui est le cas général, ou bien par un pore latéral. La reproduction asexuée peut avoir lieu, dans certains cas, par des aplanospores qui se forment comme des zoospores, mais ne deviennent pas ciliées.

Le genre *Dichotomosiphon* se distingue des *Vaucheria* par la ramification dichotome de son thalle, lequel contient d'autre part de l'amidon abondant.

Les Vauchériacées représentent à elles seules les Siphonées d'eau douce ; leur organisation et surtout leur mode de reproduction en font un groupe très spécial, assez isolé, que l'on s'accorde en général à regarder comme un rameau très évolué terminant la série des Siphonées marines. Ces dernières présentent assurément des thalles plus compliqués, mais les caractères de leurs zoospores ou de leurs gamètes se laissent beaucoup plus directement rattacher à ceux des autres Chlorophycées Isokontées que ceux des Vauchériacées.

C'est ainsi que les Siphonées se classent dans les groupes suivants :

1. Codiacées.
2. Bryopsidacées.
3. Derbésiacées.
4. Caulerpacées.
5. Vauchériacées.

## CLASSIFICATION.

## 1. CODIACÉES

Les Codiacées doivent leur nom au genre *Codium* qui renferme les Algues les plus connues et les plus caractéristiques de ce groupe. Le *Codium tomentosum* (fig. 175) est l'espèce la plus fréquente; son thalle est en forme de gros cordons qui partent tous environ d'un même point et se ramifient en touffes. Le *Codium bursa*, surtout abondant en Méditerranée, mais qui n'est pas rare non plus sur les côtes atlantiques, forme des boules volumineuses adhérent aux rochers par une touffe de rhizoïdes.

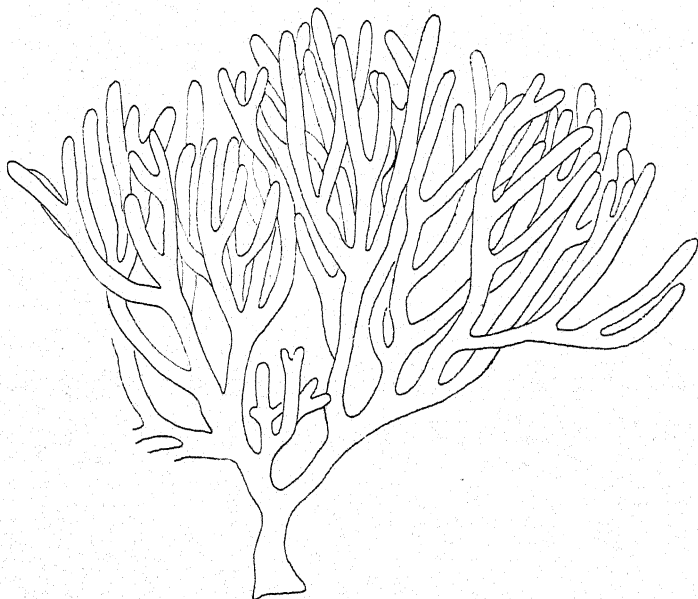


FIG. 175. — *Codium tomentosum* (2/3 gr. nat.). Original.

La structure du thalle se compose de filaments entre-croisés dans diverses directions dont ceux de la périphérie sont très colorés, disposés côte à côte perpendiculairement à l'axe et renflés en massue (fig. 177 a); des poils très fins les prolongent vers l'extérieur.

S'il n'y a pas de véritables cloisons transversales dans les siphons des *Codium*, il s'y développe cependant des sortes de diaphragmes annulaires (fig. 176, c, d) formés par des épaisissements de la membrane, à croissance centripète, qui arrivent à oblitérer complètement, ou presque, la communication entre divers articles des filaments (MIRANDE). Ces sortes de fausses cloisons ont une certaine analogie avec celles des *Cladophora*, mais ces dernières se ferment toujours en totalité.

Les *Codium* se reproduisent par des gamétanges (fig. 177 am) de deux

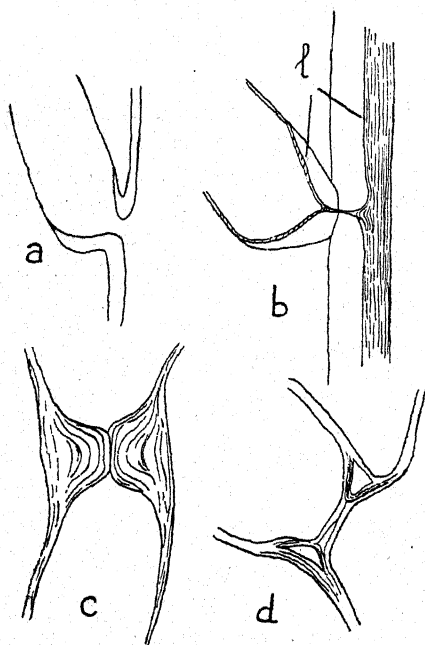


FIG. 176. — Cloisonnement chez les Siphonées, d'après R. MIRANDE (1913) : a., b. *Pseudobryopsis myura*. Isolement d'un rameau végétatif : (a) début de l'occlusion ; (b) fermeture complète ; (l) lamelles d'accroissement postérieures à l'occlusion. — c. *Codium tomentosum*. Diaphragme formé par un épaississement annulaire. — d. *Bryopsis plumosa*. Cloison fermant un gamétange à sa base.

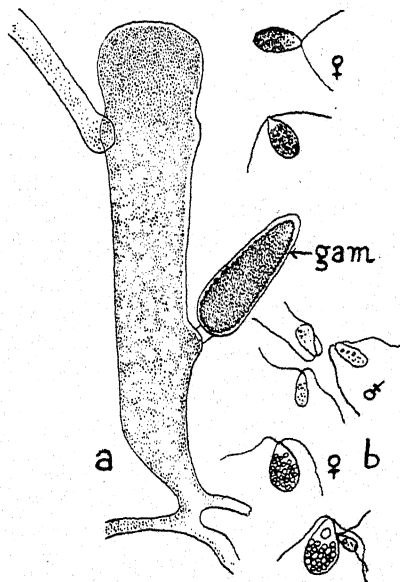


FIG. 177. — *Codium tomentosum* : a. Siphon de la périphérie avec un gamétange (gam). (♀) gamète femelle,  $\times 300$ , d'après THURET (1850). — b. Gamètes mâles et femelles et fécondation, d'après OLTMANN (1922).

sortes, nés sur des individus distincts, dont les uns produisent des micro-

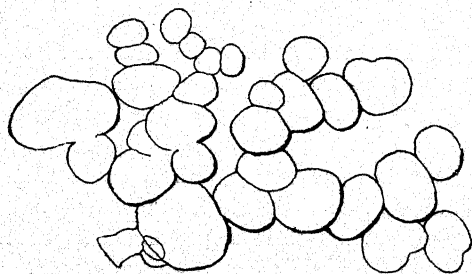


FIG. 178. — *Halimeda Tuna* 3/4 gr. nat. Original.

gamètes, pourvus de deux cils (fig. 6) et les autres des macro-gamètes biciliés également. L'hétérogamie est très marquée et les zygotes produites par la copulation des micro- et des macrogamètes germent aussitôt. D'après WILLIAMS (1925) le *Codium tomentosum* serait diploïde et posséderait des noyaux à 20 chromosomes ; la réduction chromatique se produirait dans les gamétanges

mâles et femelles, de telle sorte que les noyaux des gamètes auraient chacun 10 chromosomes. Il s'agirait donc d'une Algue vivant à l'état de diploïte. Il est à remarquer à ce propos que, d'après OLTMANNS et DAVIS, les *Vauchéries* seraient au contraire des haplobiontes haploïdes.

Les Codiacées sont en grande majorité des Algues de mers chaudes dont les représentants ont des thalles très variés de texture et de forme. On y rencontre les thalles en pinceaux des *Penicillus*, les thalles flabellés des *Udotea* ; les *Halimeda Tuna* (fig. 178) imitent la morphologie de certains *Cactus*.

## 2. BRYOPSIDACÉES

L'organisation des Bryopsidacées se caractérise par la présence de filaments, dont les uns sont rampants et servent à fixer, les autres s'élèvent, se

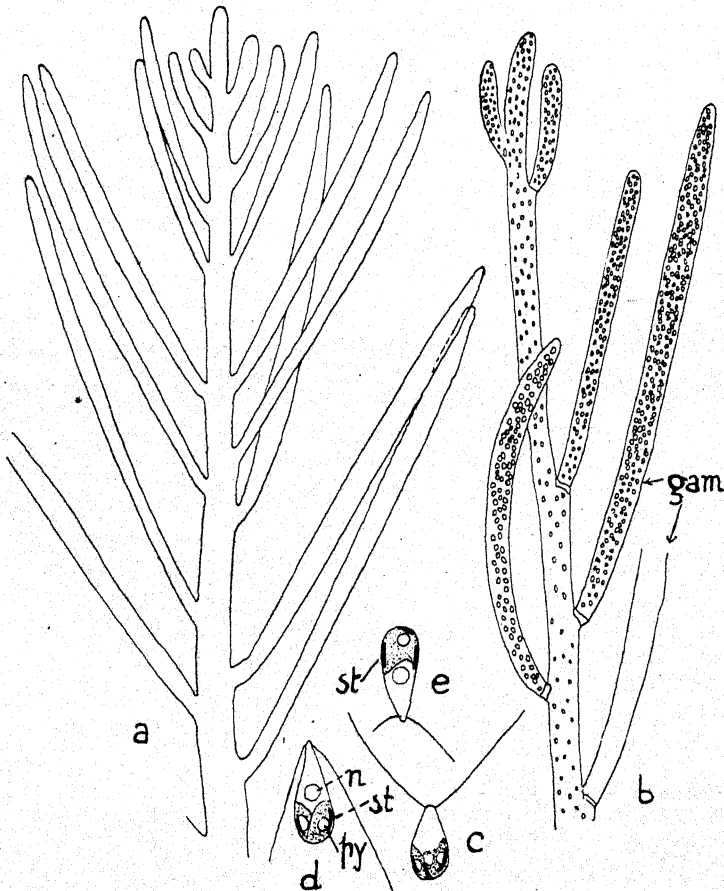


FIG. 179. — a. *Bryopsis hypnoides*. Extrémité d'une branche stérile. — b. Rameau fertile avec des gamétanges (*gam*) à divers états de développement ; à la base un gamétange vide. — c. Gamète ♂. — d., e. Gamète ♀ de *B. plumosa* : (n) noyau ; (py) pyrénioïde ; (st) stigma.

ramifient et se distinguent en troncs principaux, branches et rameaux. La ramification est souvent très régulière donnant à une touffe de certaines espèces de *Bryopsis* (fig. 179 a) l'aspect pyramidal. Les plus petits rameaux (pinnules ou ramules courts) sont souvent disposés à côté les uns des autres en séries régulièrement décroissantes à mesure que l'on se rapproche du sommet des branches. Ils sont disposés en deux séries opposées, comme les barbes d'une plume chez les *Bryopsis plumosa*.

Il n'existe pas normalement de cloisons transversales chez les *Bryopsis* ; cependant, d'après BERTHOLD, le genre voisin *Pseudobryopsis* présente des cloisons transversales à la base des rameaux courts.

Le protoplasme des *Bryopsis* forme une couche pariétale dont la struc-

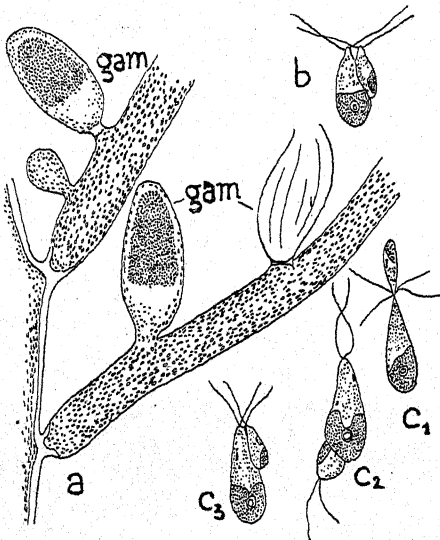


FIG. 180. — *Pseudobryopsis myura* Berth. : a., b. D'après BERTHOLD. — c<sub>1</sub>, c<sub>2</sub>, c<sub>3</sub>. Copulation d'après OLTMANN ; (gam) gamétange.

ture est analogue à celle des autres Siphonées (fig. 5, p. 14) ; les chloroplastes ovales ou fuselés contiennent en leur centre un gros pyrénioïde et produisent de l'amidon ; de nombreux noyaux sont répartis dans la région sous-jacente. Dans l'intervalle des chromatophores le protoplasme apparaît chargé de granulations minuscules et de filaments très minces (cytosomes) (fig. 5 cyt) qui se déforment et se déplacent lentement les uns par rapport aux autres ; des gouttelettes de corps gras ne sont pas rares non plus.

La reproduction chez les *Bryopsis* a lieu par voies sexuelles : des gamètes à deux cils de tailles inégales, les uns mâles,

les autres femelles, se forment sur des individus séparés (dioécie). Les gamétanges tirent leur origine des ultimes ramifications du thalle ou pinnules qui s'isolent à leur base par une cloison (fig. 179, gam) et dont le contenu se résout en une multitude de gamètes pyriformes portant deux cils insérés à l'avant (fig. c, d, e). Lorsqu'on met en présence des gamètes de deux sortes, il se produit bientôt de nombreuses copulations hétérogames. Enfin, d'après THURET et M. CORNU le *B. hypnoides* se reproduirait aussi par des zoospores à 4 cils, à germination directe.

Chez les *Pseudobryopsis*, les gamétanges naissent comme des sacs allongés ovalaires, sur les pinnules elles-mêmes et elles se séparent de ces dernières par une cloison à leur base (fig. 180 ; a, gam).

## 3. DERBÉSIACÉES

Les Derbésiacées forment un groupe très petit renfermant le genre *Derbesia* (fig. 181). Le *D. Lamourouxii* est une Algue fréquente dans les mers chaudes. Certains *Derbesia* peuvent se rencontrer par exception jusque sur les côtes bretonnes et même jusqu'en Norvège (*D. marina* (LYNGB.) KJELL. L'aspect du thalle rapproche ces Algues des *Bryopsis*, mais la ramification n'a pas les mêmes caractères de régularité ; certaines espèces (*D. tenuissima*) rappellent les *Vauchéries* par leur mode de végétation.

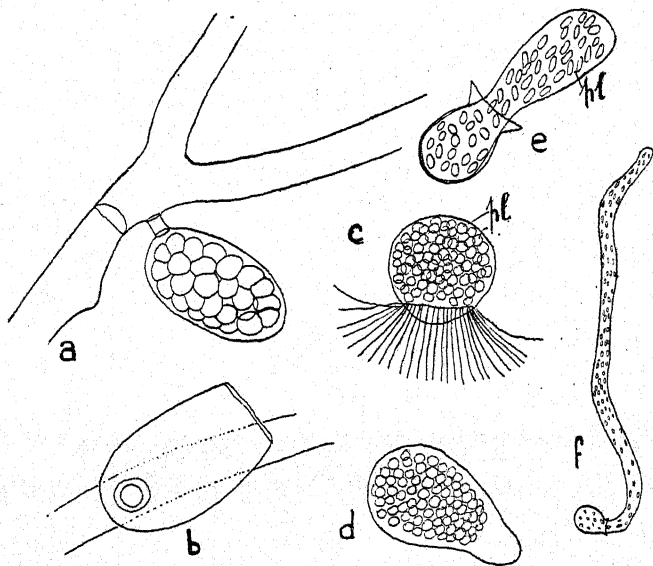


FIG. 181. — *Derbesia tenuissima*. Original : a. Rameau porteur d'un zoosporange mûr. — b. Zoosporange ouvert. — c. Zoospore. — d., e. Sa germination,  $\times 500$ . — f. Jeune plantule issue de la zoospore,  $\times 120$  ; (pl.) chloroplastes.

La reproduction a lieu par la formation de zoosporanges globuleux (fig. 181, a), desquels sortent à maturité des zoospores (fig. c) portant une couronne de cils très fins, grâce auxquels leurs déplacements sont très rapides. DAVIS (1908) a pu montrer que les cils étaient insérés sur un blépharoplaste en forme de double anneau.

Les zoospores se fixent au bout d'un temps assez court et elles germent immédiatement en donnant un filament (fig. d, e, f) qui s'accroît et devient l'origine d'une nouvelle plante. La reproduction sexuée n'a pas été observée chez les *Derbesia*.

## 4. CAULERPACÉES

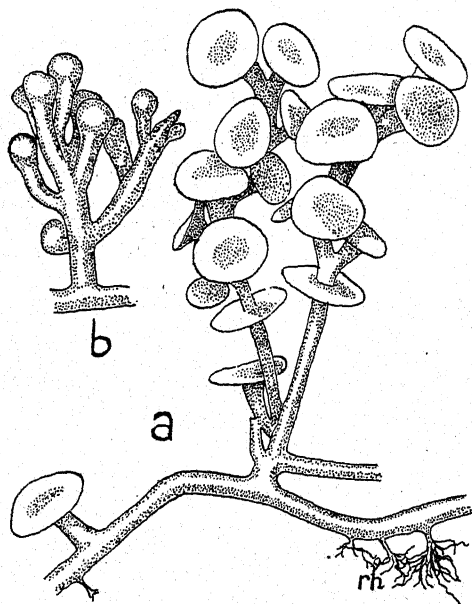


FIG. 182. — *Caulerpa peltata* Lamouroux,  $\times 3,6$ , d'après BÖRGESSEN (1925) : a. Forme typique. — b. Forme se rapprochant de *C. racemosa*.

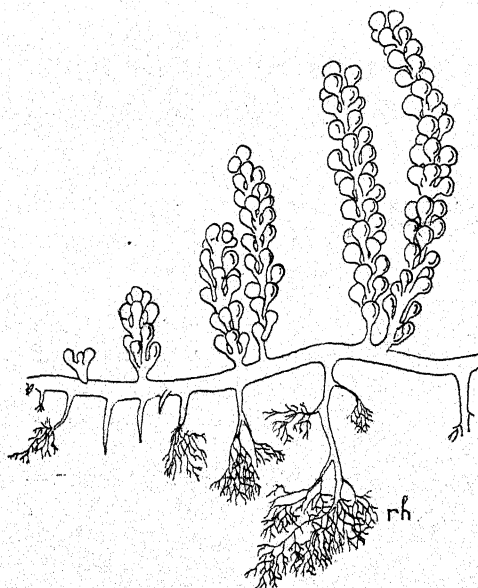


FIG. 183 — *Caulerparacemosa* (Forsk.) Weber Van Bosse, var. *uvifera*, d'après BÖRGESSEN (1913).

Les Caulerpes (fig. 182) sont des Siphonées à thalle hautement différencié dans lequel il est possible de distinguer d'ordinaire des régions plus ou moins analogues à des racines, des tiges et des feuilles. Les Caulerpes sont essentiellement des Algues de mers chaudes (Océan Indien, mer des Antilles etc.) ; elles sont représentées également en Méditerranée principalement par le *Caulerpa prolifera* (fig. 185). Leur habitat préféré est formé par les localités abritées, le fond des baies, où leurs rhizoïdes se ramifient et produisent vers le bas de nombreux rhizoïdes qui les fixent dans le sable ou la vase. Il existe ainsi de véritables prairies sous-marines formées par des Caulerpes. On les trouve aussi d'ailleurs en des points exposés (récifs de coraux).

La structure du thalle ne comporte pas de cloisons, mais l'intérieur des siphons est soutenu par un ensemble de fibres qui se rattachent à la membrane et s'anastomosent entre elles en une sorte de réseau compliqué (fig. 184). Ces sortes de poutrelles assurent une certaine rigidité aux éléments assimilateurs tels que les pseudotiges et feuilles. Elles sont entourées par le protoplasme. Il est possible qu'elles jouent un rôle physiologique important en transmettant les substances solubles par voie d'imbibition de l'extérieur vers l'intérieur.

D'après MIRANDE (1913) la membrane serait constituée par de la callose

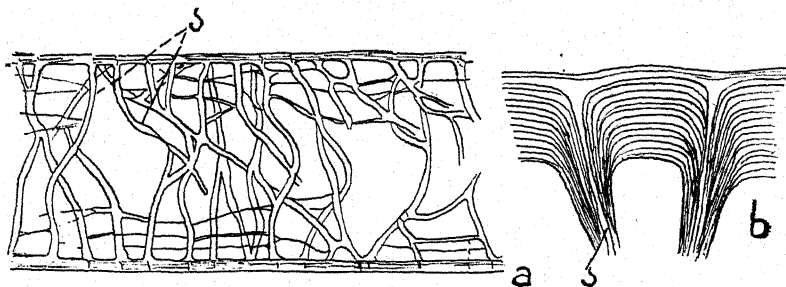


FIG. 184. — *Caulerpa prolifera* : a. Coupe longitudinale d'une « feuille » ; b. Coupe dans la membrane externe, très grossie ; (s) septum d'après OLTMANS.

et des composés pectiques. Les *Caulerpes* ont passé longtemps pour être dépourvues d'appareil reproducteur et pour se multiplier uniquement par voie végétative, c'est-à-dire par leurs stolons et par la fragmentation d'une partie quelconque de leur thalle. Récemment la formation de zoospores a été observée chez *Caulerpa prolifera* à Villefranche par DOSTAL (1928), puis revue à Naples chez la même espèce par SCHUSSNIG (1929). D'après ce dernier auteur le phénomène se produit en automne sur certaines frondes (feuilles fertiles), dont le contenu se résout en une multitude de zoospores biciliées (fig. 185, 186) qui sont émises au dehors par l'intermédiaire de papilles filiformes (fig.  $b^1$ ,  $b^2$ ,  $b^3$ ). Ces papilles, développées, en grand nombre à la surface des feuilles ont été décrites par DOSTAL comme des gamétanges. En réalité les zoospores se forment dans toute la feuille et non dans les papilles ; d'autre part, il existe bien des zoospores de deux sortes différant par la taille, mais aucune copulation n'a été observée. La reproduction des *Caulerpes* est, comme on le voit, analogue à celle des *Bryopsis* et des *Codium*. Elle est restée longtemps inconnue, parce qu'elle se produit à une période de l'année où les Algologues ne l'avaient pas jusque-là recherchée. Voir aussi la figure 186.

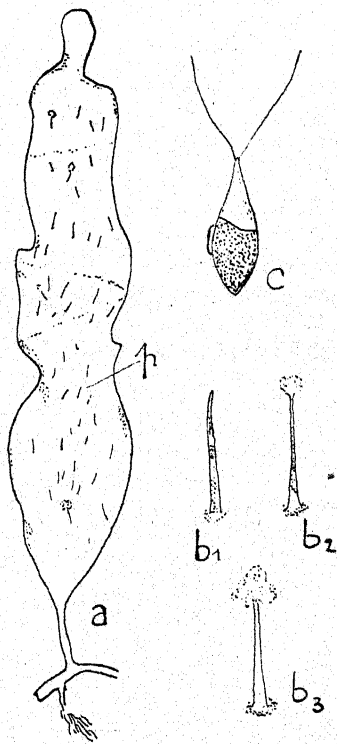


FIG. 185. — Reproduction chez le *Caulerpa prolifera* d'après SCHUSSNIG (1927) : a. Thalle montrant des papilles (p). —  $b_1$ ,  $b_2$ ,  $b_3$ . Papilles grossies montrant la sortie des zoospores, — c. Zoospore.

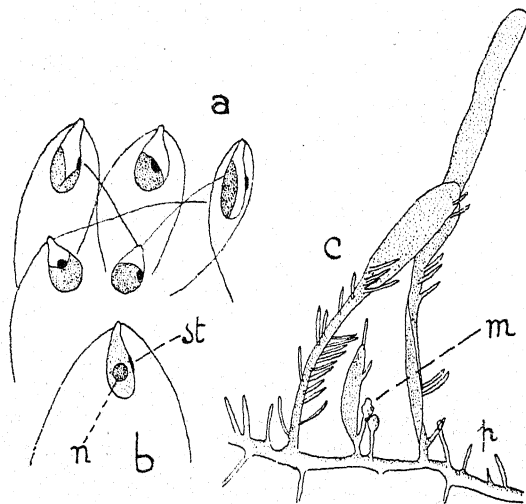


FIG. 186. — *Caulerpa Ollivieri* Dostal: a. Zoospores (? gamètes), vues à l'état vivant  $\times 2.300$ . — b. Zoospore fixée et colorée,  $\times 2.300$  : (n) noyau ; (st) stigma. — c. Portion d'une plante couverte de papilles (p) par où se fait la sortie des zoospores ; (m) masses mucilagineuses à l'extrémité de certaines papilles ; d'après DOSTAL (1929).

## 5. VAUCHÉRIACÉES

Les caractères des Vauchériacées nous sont déjà connus, puisque nous les avons pris pour types des Siphonales. Ce qui les distingue surtout des groupes précédents, c'est leur reproduction sexuée au moyen d'oosphères et d'anthérozoïdes.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARWIDSSON (Th.). — Beiträge zur Kenntniss der Fortpflanzungs-organe der *Caulerpa* (Sv. Bot. Tidskr., 25, 1930).
- BERTHOLD (G.). — Zur Kenntniss der Siphoneen und Bangiaceen Mitt. d. zool. Stat. Neapel., 2, p. 73, 1880).
- BÖRGESSEN (F.). — The marine Algae of the Dan. West Indies (Dansk. Bot. Ark., 1913. )
- Marine Algae from the Canary Isl. (I. Chlorophyceae, p. 1-123, 1925).
- DAVIS (B. M.). — Spore formation in *Derbesia* (Ann. of Bot., 22, 1908).
- DANGEARD (P. A.). — La structure des Vauchéries dans ses rapports avec la terminologie nouvelle des éléments cellulaires (La Cellule, vol. jubil. V, Grégoire, XXXV, 1924).
- DANGEARD (Pierre). — Note sur le *Vaucheria Schleicheri* de Wild. dans le lac d'Annecy (Le Botaniste, sér. 16, 1925).
- DOSTAL (R.). — Sur les organes reproducteurs du *Caulerpa prolifera* (C. R. Ac. Sc. Paris, t. 187, p. 569, 1928).

- DOSTAL (R.). — Zur Vitalfärbung und Morphogenese der Meeressiphonaceen (*Protoplasma*, Bd. V, 1928).
- Über Holokarpie bei den Caulerpaceen (*Trav. St. Zool. russe de Villefranche*, p. 84, 1929).
- HAMEL (G.). — Chlorophycées des côtes françaises (Siphonales) (*Rev. Algol.*, t. V., fasc. 3-4, p. 383, 1931).
- Les Caulerpes méditerranéennes (*Rev. Algol.*, V, p. 55, 1931).
- LEPESCHKIN (W. W.). — Über das Protoplasma und die Chloroplasten von *Bryopsis plumosa* (*Ber. d. d. bot. gesell.*, 44, p. 14, 22, 1926).
- MANGENOT (G.). — Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme des Algues (Paris, Doin, 1922).
- MIRANDE (R.). — Recherches sur la composition chimique de la membrane et le morcellement du thalle chez les Siphonales (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 9<sup>e</sup> s., t. XVIII, 1913).
- MOREAU (F.). — Sur les éléments chromatiques extra-nucléaires chez les *Vaucheria* (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 58, p. 452-455, 1911).
- Le chondriome et la division des mitochondries chez les *Vaucheria* (*Ibid.*, 61, p. 439-442, 1914).
- Recherches sur la reproduction des Mucorinées et de quelques autres Thallophtes (*Le Botaniste*, XIII, p. 1-12, 1914).
- MUNDIE (J. R.). — Cytology and life history of *Vaucheria geminata* (*Bot. Gaz.*, 87 p. 397-410, 1929).
- OLTMANN (Fr.). — Über die Entwicklung der sexualorgane bei *Vaucheria* (*Flora*, 80, 1895).
- PRINGSHEIM (N.). — Sur la fécondation et la germination des Algues (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 4<sup>e</sup> S., t. 3, p. 363-382, 1855).
- RAPHÉLIS (A.). — Sur la végétation du *Caulerpa prolifera* (Forsk.) Lamour. (*Rev. Algol.*, II, n° 2, 1925).
- SCHMIDT (O.). — Über Monözie und Diözie von der Chlorophyceengattung *Codium* (*Ber. d. d. bot. Gesell.*, 46, 1928).
- SCHUSSNIG (Br.). — Zur Entwicklung der Siphonaceen, II (*Ber. d. deutsch. Bot. Gesell.*, 47, p. 265, 1929).
- Die Fortpflanzung von *Caulerpa prolifera* (*Öster. bot. Zeitschr.*, 78, 1, 1929).
- Der chromosencyclus von *Cladophora Suhriana* (*Ibid.*, 79, 1930).
- SCHWARTZ (W.). — Studien über die «Blattformen» von *Caulerpa prolifera* (*Flora*, 124, p. 479-490, 1930).
- STEINECKE (F.). — Über Polarität von *Bryopsis* (*Bot. Arch.*, 12, p. 97, 1925).
- WILLIAMS (M. M.). — Contribution to the Cytology and Phylogeny of the Siphonaceous Algae. I. The Cytology of the gametangia of *Codium tomentosum* (Stack) (*Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 1925).
-

## CHAPITRE XII

### CHLOROPHYCÉES (suite).

---

#### CONJUGALES (Conjuguées).

Les Conjuguées représentent parmi les Algues vertes l'un des groupes le plus nettement délimité. Ce sont des Algues toutes d'eau douce, filamenteuses ou à cellules séparées, souvent mucilagineuses. La reproduction est caractéristique : c'est une conjugaison et, en dehors de la multiplication par division, il n'existe pas d'autre mode de reproduction. Il ne se forme jamais de spores mobiles ciliées, d'où le nom d'Akontées qui a été appliqué à ce groupe d'Algues par WEST.

Les Conjuguées se divisent en trois groupes d'importance inégale : les *Mésoténiiées*, les *Zygnémées* et les *Desmidiées*.

Les Zygnémées renferment les Conjuguées filamenteuses les plus vulgaires et les plus connues, telles que les *Spirogyra*, les *Zygnema*, les *Mougeotia* ou *Mesocarpus*. Ce sont elles qui nous serviront d'exemples dans l'étude du groupe et pour la description des phénomènes de conjugaison.

#### TYPE DES SPIROGYRA

Les *Spirogyra* (fig. 187, a) sont des Algues très communes dans les eaux stagnantes, dans les fontaines, les ruisseaux. Elles sont formées de filaments à toucher mucilagineux, flottant en masses d'une belle couleur verte. Certaines espèces, assez rares, sont fixées par des rhizoïdes provenant de leurs cellules basales (*Sp. fluviatilis*, *Sp. adnata*) ; ce sont surtout les espèces, qui vivent par exception dans les eaux courantes ou agitées.

La cellule renferme un ou plusieurs chromatophores très différenciés, formant des bandes enroulées en spirales (fig. 187 a, chr) dans la couche pariétale de protoplasme. Leur nombre n'est pas élevé (1 à 7). Les chloroplastes sont plus ou moins découpés sur leurs bords et, dans leur axe, s'alignent régulièrement des pyrénoides (*pyr.*) très apparents, entourés de grains d'amidon (*am.*). Si l'on maintient des Spirogyres à l'obscurité, l'amidon disparaît peu à peu.

Le noyau cellulaire occupe une position centrale ; il est entouré de protoplasme périnucléaire et il est relié au protoplasme périphérique sous-parié-

tal par des tractus protoplasmiques (pr) dont certains aboutissent plus spécialement au niveau des pyrénoides. Les filaments protoplasmiques traversent l'espace occupé par la grande vacuole centrale ; celle-ci contient fréquemment des tannins, ce qui explique son affinité pour le bleu de méthylène et divers colorants vitaux, dont la pénétration dans le suc vacuolaire

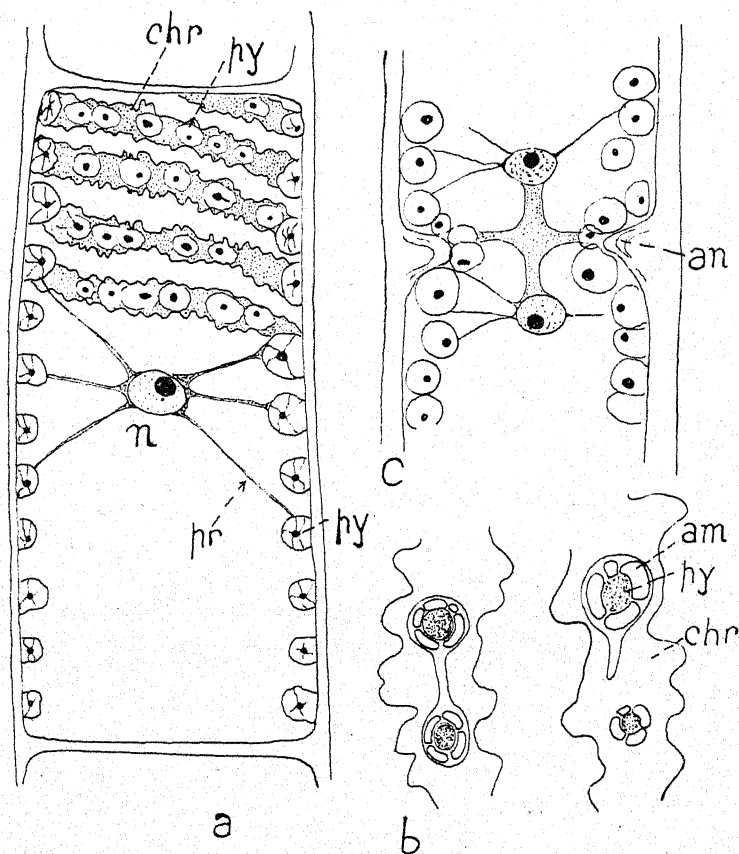


FIG. 187. — a. Cellule de *Spirogyra* après fixation et coloration,  $\times 700$ . Original ; (n) noyau ; (chr) chromatophore ; (py) pyrénoidé ; (pr) cytoplasme (les spires du chromatophore n'ont été représentées que dans une partie de la cellule). — b. Portion des chromatophores,  $\times 1.350$  : (am) amidon ; (py) pyrénoidé. — c. Début d'une nouvelle cloison apparaissant comme un bourrelet annulaire (an).

provoque, presque toujours, la précipitation d'une multitude de grains colorés. D'après Michel DURAND la proportion des tannins peut atteindre chez les *Spirogyra*, 3 % du poids sec. Les précipités formés, soit par des colorants vitaux, soit par d'autres réactifs (alcaloïdes) s'accrochent fréquemment aux parois vacuolaires, ce qui pourrait faire croire qu'ils sont normalement dans le protoplasme. Il en est de même pour de minuscules parti-

cules ayant l'aspect cristallin, dont l'agitation désordonnée, relevant du mouvement brownien, s'effectue dans la région périphérique de la grande vacuole centrale (LAPICQUE, 1922 ; Pierre DANGEARD, 1930).

Le protoplasme pariétal chez les *Spirogyres* se présente à l'état vivant dans un état de mouvement très actif qui est rendu sensible surtout par les déplacements continuels de minuscules *granula* (fig. 355, *gr*) qui se groupent en nappes, ou circulent en files orientées principalement dans le sens longitudinal. Des cytosomes (fig. 335, *cyt*) bacillaires ou filamenteux participent aux mouvements d'une façon plus lente. Parfois leur forme est globuleuse et c'est ainsi qu'on les voit, surtout après fixation. Ce sont peut-être ces

cytosomes qui ont été décrits et figurés par PALLA (1894) sous le nom de *caryoïdes*. La connaissance précise des cytosomes et des *granula* chez les *Spirogyres* est relativement très récente (GUILLIERMOND, 1921 ; Pierre DANGEARD, 1924-1930).

Chez certaines espèces s'observent parfois des cristaux d'assez grande taille en forme de croix. La présence de gouttelettes de corps gras à l'intérieur du protoplasme est très fréquente et ces inclusions apparaissent fréquemment en relation avec les chromatophores qui paraissent constituer leur lieu de formation.

Certains *Spirogyra* (*Sp. tenuissima*, *Sp. Grevilleana*, etc...) ont des cloisons transversales munies de replis membraneux en forme d'anneaux.

La division cellulaire est toujours précédée de la division du noyau qui s'effectue par une caryocinèse typique. Beaucoup d'auteurs ont fait porter leurs recherches sur ce sujet qui a fourni autrefois à STRASSBURGER l'occasion d'observer à l'état vital tous les stades de la division nucléaire. Certains ont pensé que le nucléole des noyaux de *Spirogyra* ne serait pas homologue de celui des plantes supérieures et que la substance nucléolaire fournirait tout ou partie du matériel chromosomique. Il n'en serait rien cependant d'après les recherches récentes de GEITLER (1930) et de CONARD (1929).

Après la division du noyau la nouvelle membrane apparaît tout d'abord

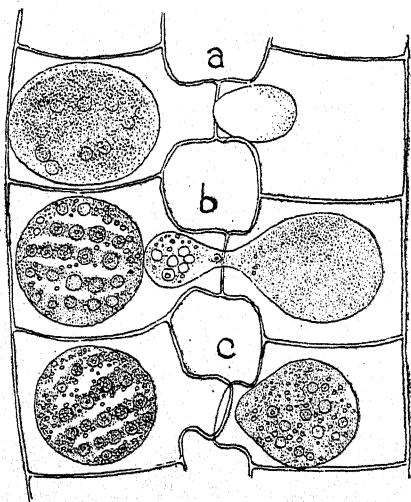


FIG. 188. — *Spirogyra Heeriana* Nägeli. — a. Trois paires de cellules en copulation  $\times 170$ , d'après de BARY (1858) ; à gauche, zygote jeune ; à droite reste du gamète  $\sigma$  inutilisé. — b. Le gamète  $\sigma$ , à droite, pénètre à travers la cloison du boyau de communication et atteint le gamète  $\varnothing$ . — c. La cloison du boyau est encore imperforée ; le gamète  $\varnothing$  renflé arrondi ; le gamète  $\sigma$  piriforme se rapproche de la cloison.

comme un anneau (fig. 187, *an*) prenant appui sur les parois latérales ; cet anneau s'accroît vers le centre, de façon à rétrécir l'orifice persistant entre les deux nouvelles cellules, puis la cloison devient complète.

La conjugaison (fig. 188, *a, b, c,*) se produit chez les *Spirogyra* principalement au printemps et à l'automne. Elle est d'ailleurs très rare chez certaines espèces. Elle a lieu la plupart du temps entre deux filaments qui se placent parallèlement l'un à l'autre et fournissent les gamètes destinés à fusionner ensemble par l'intermédiaire de tubes copulateurs. Parfois l'un des filaments s'enroule autour de l'autre, mais il n'existe pas de différenciation sexuelle morphologique habituellement, sauf parfois une légère différence de taille entre les filaments sexués. On expliquait autrefois la conjugaison, bien à tort, par une action à distance provoquant l'apparition de processus copulateurs qui chemineraient l'un vers l'autre (voir à ce sujet CHODAT, 1914 et CZURDA, 1925).

Avant la conjugaison les filaments sont au contact les uns des autres ou séparés seulement par de la gelée, puis il se développe des protubérances, provenant de deux cellules voisines placées côte à côte qui, en s'allongeant, éloignent les deux filaments l'un de l'autre.

Puis, dans les cellules, des changements s'opèrent : le protoplasme se détache des parois, se contracte, en même temps qu'une partie du liquide vacuolaire se trouve expulsée au dehors. La contraction, de même que la production d'un tube copulateur, se produit un peu plus tôt dans les cellules de l'un des filaments considéré comme le filament mâle (fig. 188).

Le tube copulateur, fermé tout d'abord en son milieu, s'ouvre ensuite par un orifice qui se produit dans la cloison mitoyenne et le gamète mâle s'engageant dans le tube copulateur et passant par l'ouverture de la cloison, vient fusionner avec le gamète femelle qui n'a subi aucun déplacement. Le gamète mâle est donc seul mobile, et il y a donc *anisogamie* non morphologique, mais physiologique. L'œuf formé est une zygote qui s'entoure bientôt d'une membrane propre à triple paroi ; la chlorophylle devient indistincte et il apparaît d'abondantes réserves de corps gras.

Lorsque la conjugaison s'est effectuée pour toutes les cellules des filaments, les œufs apparaissent tous logés dans les cellules du filament femelle, tandis que les cellules mâles sont entièrement vidées de leur contenu. Ce type de conjugaison est dit *scalariforme* ; c'est de beaucoup le plus fréquent.

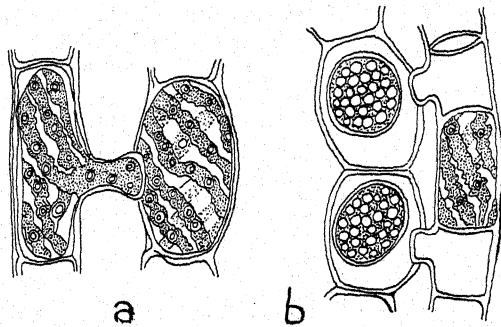


FIG. 189. — *Spirogyra conspicua*, d'après GAY. Formation du canal copulateur uniquement par la cellule mâle : en (b) zygotes complètement formées.

Un autre mode consiste dans l'union de deux cellules successives d'un même filament qui fonctionnent l'une comme gamète mâle, l'autre comme gamète femelle. Il peut très bien se faire que les deux gamètes proviennent de la division préalable d'une même cellule, mais, le plus souvent, leur degré de parenté est plus éloigné. La conjugaison se produit par l'intermédiaire d'un canal de communication qui s'établit latéralement comme un pont de l'une à l'autre cellule (*conjugaison latérale*) (fig. 190, l).

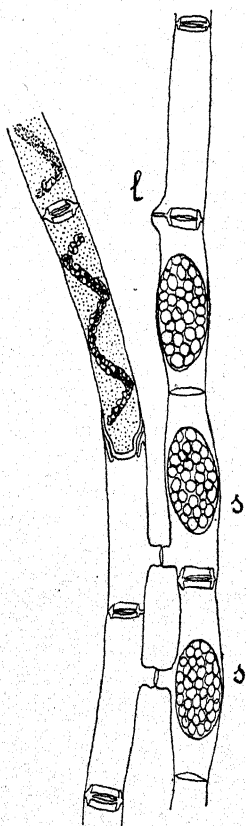


FIG. 190. — *Spirogyra Grevilleana* : copulation latérale (l) et copulation scalaire (s) sur le même filament, d'après KNIPE (1928).

Il arrive que la conjugaison n'aboutisse pas à son dénouement normal. Il se forme bien des tubes copulateurs, mais il n'y a pas fusion et chaque gamète, demeurant en place et s'entourant d'une membrane épaisse, prend l'apparence d'un œuf. Il y a dans ce cas parthénogénèse et les œufs parthénogénétiques prennent le nom d'*azygospores* ou de *parthénospores* (fig. 377).

Les azygospores se forment aussi bien aux dépens du gamète mâle que du gamète femelle (parthénogénèse mâle et parthénogénèse femelle). La formation d'azygospores peut être déterminée expérimentalement si l'on place des filaments en voie de conjugaison dans certaines solutions artificielles (KLEBS).

Certaines parthénospores se forment sans préliminaires sexuels, par exemple chez le *Sp. mirabilis* (fig. 377) dont la sexualité n'est pas connue. Par analogie on les assimile à des œufs formés asexuellement.

L'œuf des *Spirogyra* est le plus souvent ovulaire et son contenu devient rougeâtre ou brunâtre. La fusion des noyaux est retardée et se produit assez longtemps après la fécondation pendant la maturation de l'œuf. Un peu avant la germination, la zygote verdit et les corps gras disparaissent peu à peu à son intérieur. Les chloroplastes deviennent distincts. Il se fait alors

deux divisions successives du noyau avec réduction chromatique, mais, sur les quatre noyaux produits (fig. 191, a), trois dégénèrent. La zygote, après ouverture, donne issue à un seul embryon ou plantule filamenteuse (fig. 191 c, d) qui ne tarde pas à se cloisonner pour donner un nouveau filament. Les recherches de TRÖNDLE ont montré que le chromatophore de l'élément mâle dégénérât dans l'œuf (fig. 191 b) et ne se transmettait pas à la nouvelle génération.

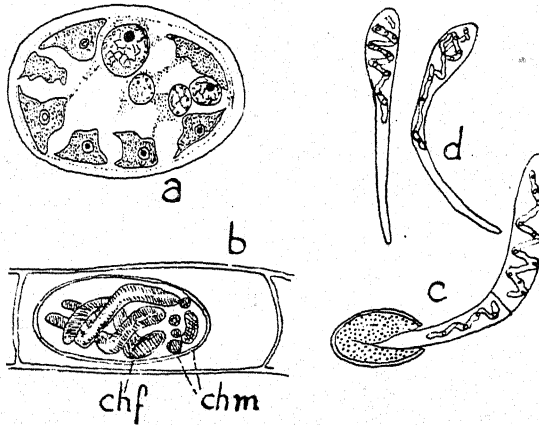


FIG. 191. — *a. Spirogyra longata*: zygospore montrant 4 noyaux haploïdes dont trois, plus petits, sont destinés à disparaître. — *b. Spirogyra neglecta*: zygospore montrant les chromatophores femelles (*chf*) normaux et les chromatophores mâles (*chm*) en voie de disparition, d'après TRÖNDLE (1911). — *c., d.* Germination de zygospores de *Sp. velata*,  $\times 120$  et  $\times 150$ , d'après WEST et FRITSCH (1927).

## CLASSIFICATION.

### 1. MÉSOTÉNIÉES

Les Mésoténies ont des caractères primitifs. Ce sont des Algues à cellules isolées, non réunies en filaments et dont la membrane est composée d'une seule pièce. La forme est allongée, cylindrique ou oblongue. Les principaux genres sont les *Spirotaenia*, *Mesotaenium*, *Cylindrocystis*, *Netrium*. Il y a toujours un seul noyau par cellule, mais les chromatophores sont variables : tantôt il existe un seul chromatophore par cellule en forme de plaque (*Mesotaenium*) ou spiralé (*Spirotaenia*); tantôt les cellules renferment deux chromatophores, étoilés ou plus ou moins lobés disposés symétriquement de chaque côté de l'emplacement occupé par le noyau (*Cylindrocystis*, *Netrium*) (fig. 192).

La conjugaison se produit entre individus morphologiquement semblables, qui s'accolent deux à deux pour former un œuf isogame. Cependant, dans quelques cas assez rares (*Cylindrocys-*

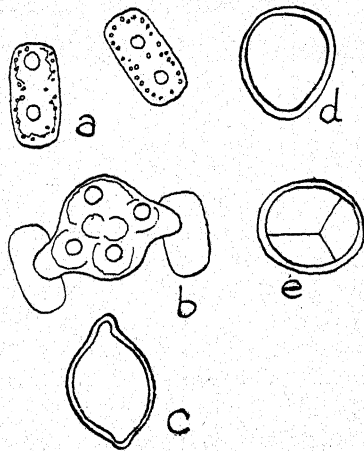


FIG. 192. — *Cylindrocystis*. Original : *a.* Cellules isolées. — *b.* Copulation. — *c., d., e.* Zygotes.

*tis diplospora*), deux zygotes sont formées à partir de deux individus en copulation. Après la fusion des noyaux (fig. 192, *d*, 199, *c*) et au moment de la germination, la zygote est le siège de deux divisions nucléaires réductrices. Tous les noyaux sont utilisés et il se produit quatre embryons (fig. 199 *d*), donc quatre plantules, dans le cas général : exceptionnellement deux embryons seulement dérivent de la germination d'une zygospore.

## 2. DESMIDIACÉES

Les Desmidiacées sont formées de cellules isolées, ou de cellules associées entre elles par des filaments ou des coussinets de mucus. Sauf chez les *Closterium* et quelques *Penium*, la cellule est divisée en deux demi-cellules par une constriction médiane plus ou moins apparente. Dans tous les cas la cellule est enveloppée par une membrane composée de deux moitiés symétriques, dont l'une emboîte l'autre, et lui est soudée fortement, de

telle sorte qu'il est souvent difficile d'apercevoir la ligne de jonction.

Parmi les plus connues et les plus intéressantes des Desmidiacées se trouvent les *Closterium* (fig. 194). La cellule est ordinairement en forme de croissant et elle peut atteindre une grande taille (fig. 194, *a*, *b*, *c*). Elle contient deux chromatophores disposés symétriquement de part et d'autre d'une région centrale occupée par le noyau ; ces chromatophores sont très différenciés, présentant un axe et un certain nombre de côtes saillantes, de sorte que leur section

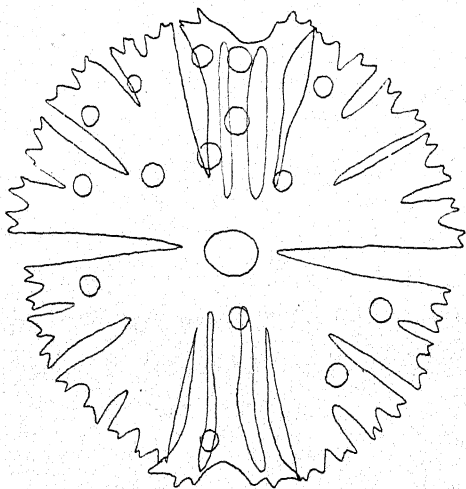


FIG. 193. — *Micrasterias rotata* (Grev.) Ralfs.  
Original.

présente un aspect étoilé (fig. 194, *d*). Des pyrénoides, entourés d'amidon, sont logés dans l'axe du chromatophore en une série linéaire. Les extrémités de chaque demi-cellule contiennent des vacuoles spéciales très apparentes dans lesquelles s'agitent constamment des cristaux plus ou moins nombreux de sulfate de chaux (fig. 194, *vg*). En dehors de ces vacuoles caractéristiques et bien visibles par suite de leur position, il en existe d'ailleurs beaucoup d'autres, de formes diverses et souvent anastomosées en réseau, qui s'observent dans la région centrale de la cellule, autour du noyau, ou dans les sillons longitudinaux creusés dans le chromatophore.

Le protoplasme manifeste des mouvements le plus souvent très actifs, sous forme de courants longitudinaux parcourant la cellule de bout en bout

et particulièrement visibles dans de grosses espèces comme le *Closterium Ehrenbergii*. Le mouvement est d'autant plus apparent que le protoplasme n'est pas homogène, mais rempli d'une infinité de granulations très petites (fig. 194, *p*) qui sont brassées constamment et entraînées par les courants. Le mouvement protoplasmique est sans doute la cause des déformations variées que subit la paroi des vacuoles et il intervient probablement pour modi-

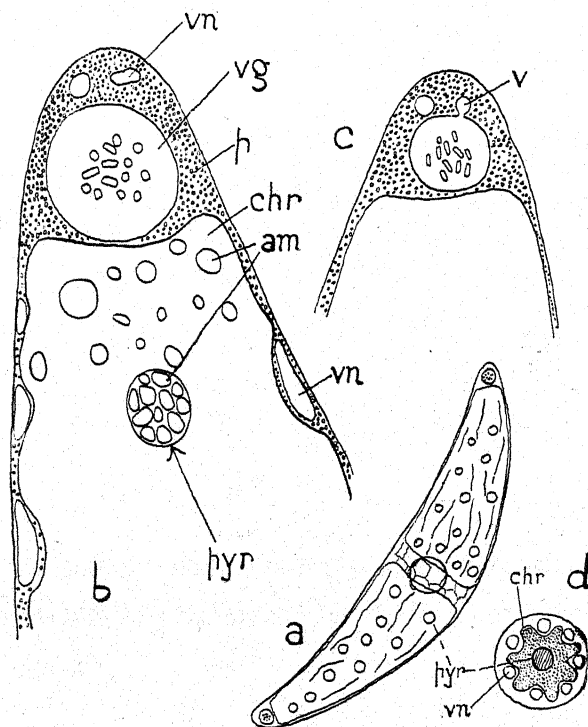


FIG. 194. — *Closterium Malinvernianum* : a. Cellule entière  $\times 135$ . — b. Extrémité d'une cellule très grossie montrant le protoplasme granuleux (*p*) ; le chromatophore (*chr*) avec un pyrénioïde (*pyr*) et de l'amydon (*am*) ; la vacuole à cristaux (*vg*) et les vacuoles normales (*vn*). — c. Bourgeonnement d'une petite vacuole par la vacuole polaire à cristaux. — d. Coupe transversale passant par le chromatophore (*chr*), un pyrénioïde (*pyr*), des vacuoles (*vn*) chez un *Closterium*. Original.

fier légèrement l'agitation brownienne des cristaux de sulfate de chaux des vacuoles terminales.

Certaines Clostéries peuvent présenter des mouvements d'ensemble. Elles se fixent par une de leurs extrémités qui sécrète du mucus au travers de pores particuliers traversant la membrane. En cet état elles montrent des déplacements pendulaires de leur extrémité libre qui peut venir à son tour prendre contact avec le support, tandis que la région primitivement fixée devient libre à son tour. La Clostérie peut ainsi progresser, par culbutes successives dont la vitesse dépend de la température ; il s'agit d'ail-

leurs de mouvements lents, chaque culbute exigeant plusieurs minutes pour son exécution.

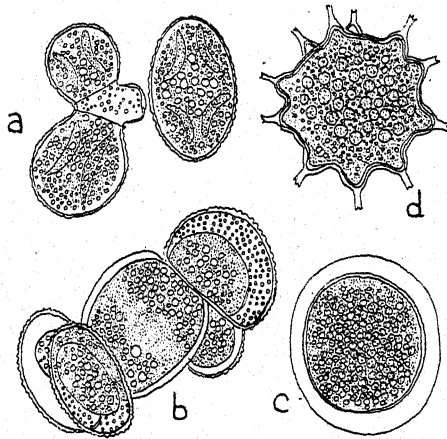


FIG. 195. — *Cosmarium Botrytis* Menegh,  $\times 350$ , d'après de BARY (1858) : a. Début de la copulation. — b. Stade plus avancé. — c. Zygote jeune entourée d'une membrane cellulosique mince et d'une enveloppe mucilagineuse externe. — d. Zygote mûre garnie de pointes fourchues, à contenu dense.

La multiplication des Clostéries a lieu par division cellulaire en deux moitiés. La division du noyau se produit tout d'abord, puis une cloison

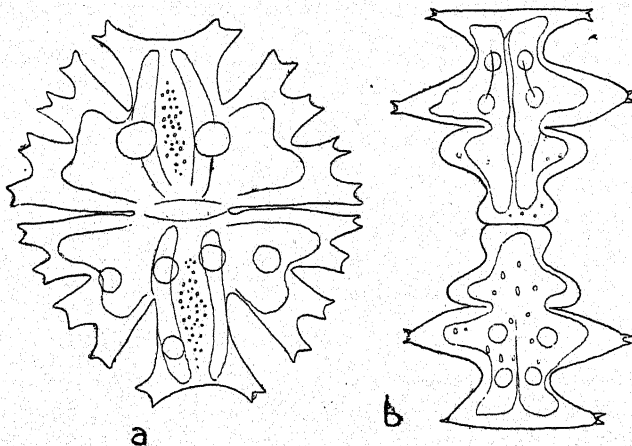


FIG. 196. — a. *Micrasterias crux-melitensis* (Ehrenb.) Hass,  $\times 600$ . Original. b. Division de *Micrasterias pinnatifida*,  $\times 600$ .

transversale apparaît, qui sépare la cellule en deux parties. Cette cloison d'abord simple, se partage bientôt en deux lames distinctes. Il se produit ensuite une séparation des deux cellules-filles dont les anciennes membra-

nes se détachent l'une de l'autre, tandis que les membranes de nouvelle formation deviennent bombées vers l'extérieur et s'accroissent de plus en

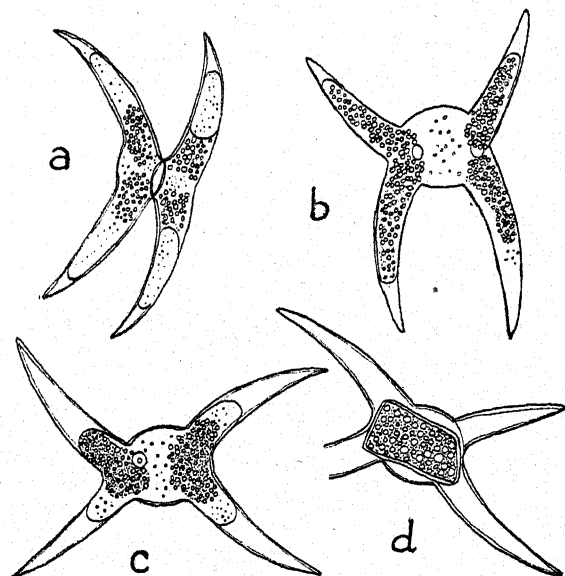


FIG. 197. — *Closterium parvulum* Næg., d'après de BARY (1858) : a. Début de la copulation (contraction des protoplasmes). — b. Etat plus avancé (formation d'un boyau copulateur). — c. Fusion avancée des gamètes. — d. Zygote formée, avec sa membrane propre.

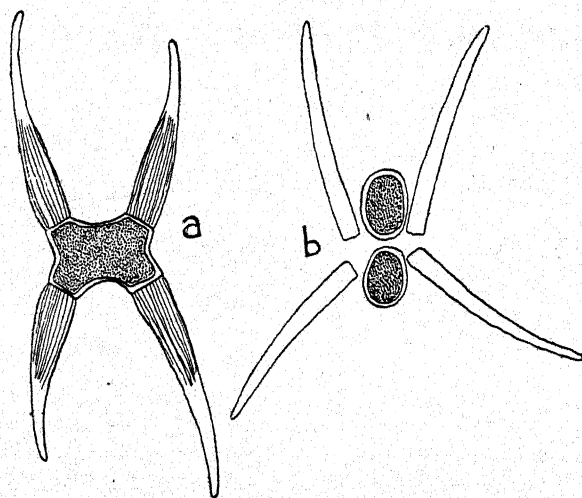


FIG. 198. — a. *Closterium rostratum*, zygote. — b. *Cl. lineatum*, double zygote.

plus, tout en restant engagées dans la région suturale à l'intérieur des anciennes parois.

La conjugaison a lieu suivant le mode isogame. Deux cellules semblables forment les gamètes qui se placent parallèlement l'un à l'autre et fusionnent leur contenu. Cette fusion est précédée de la dissociation des deux valves qui se produit dans les cellules en présence, ce qui permet aux gamètes

de se réunir par l'intermédiaire de tubes copulateurs très courts. (fig. 197, b).

L'œuf (fig. 197, d) renferme deux noyaux qui restent longtemps sans fusionner entre eux. C'est seulement avant germination qu'il y a fusion nucléaire, suivie d'ailleurs immédiatement de deux divisions successives (divisions réductrices très probablement). On sait depuis longtemps que la zygote des *Closterium* produit en germant deux embryons (DE BARY) et KLEBAHN a montré que deux des noyaux, produits à la germination, demeureraient inutilisés et dégénéreraient (fig. 199, b). Les deux noyaux restants deviennent les noyaux des embryons.

Les Desmidiées sont particulièrement fréquentes,

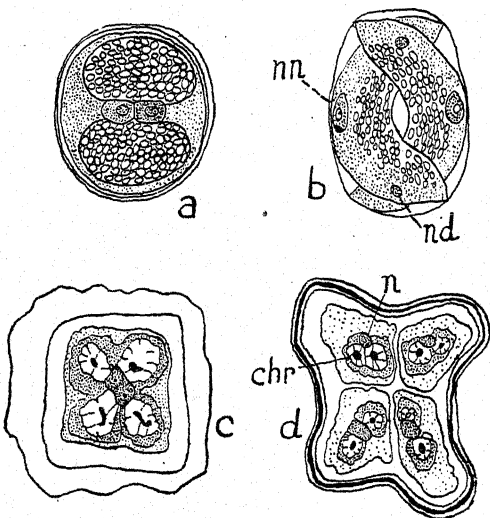


Fig. 199. — a., b. *Closterium* d'après KLEBAHN : (a) Zygote avant la fusion des noyaux ; (b) Zygote germée produisant deux individus nouveaux qui contiennent chacun un noyau normal (nn) et un petit noyau (nd) en voie de disparition. — c, d. *Cylindrocystis Brebissonii* d'après H. KAUFFMANN. — c. Zygote au moment de la fusion des noyaux. — d. Germination de la zygote produisant 4 individus semblables pourvus d'un noyau (n) et d'un chromatophore (chr.).

dans les tourbières parmi les mousses et les Sphaignes. Elles sont étonnamment diversifiées et comportent des milliers d'espèces appartenant aux genres *Closterium*, *Cosmarium* (fig. 200, a), *Euastrum*, *Micrastérias* (fig. 196), *Xanthidium* (fig. 200, f).

Les formes filamenteuses appartiennent aux genres principaux, *Desmidium* et *Hyalotheca*.

### 3. ZYGNÉMACÉES

Les Zygnémacées sont des Conjuguées filamenteuses, non ramifiées comme les *Spirogyra* que nous avons décrits précédemment. Le groupe renferme quelques-unes des Algues les plus communes qui se développent au printemps dans les sources et dans les mares. Les genres principaux se distinguent surtout les uns des autres par la forme et la structure des chromatophores et par les caractères de la conjugaison.

Les *Zygnema* (fig. 201) ont des cellules contenant deux chloroplastes

étoilés, disposés symétriquement et réunis l'un à l'autre par un pont de protoplasme où se trouve logé le noyau. Chaque chromatophore possède

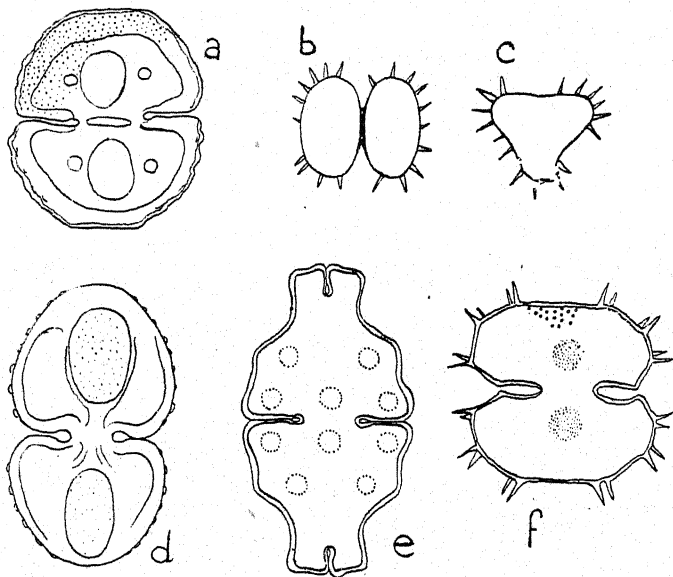


FIG. 200. — Desmidiées diverses : a. *Cosmarium obtusatum* Schmidle. — b., c. *Staurastrum teliferum* Ralfs : (b) de profil ; (c) 1/2 cellule vue de face. — d. *Cosmarium* (voisin de *C. Botrytis*). Original. — e. *Euastrum sinuosum* Lenorm. — f. *Xanthidium fasciculatum* Ehrenb. d'après ALLORGE (1931.)

en son centre un pyrénoïde très apparent et, presque toujours, de nombreux globules réfringents s'observent dans le protoplasme, soit autour du noyau,

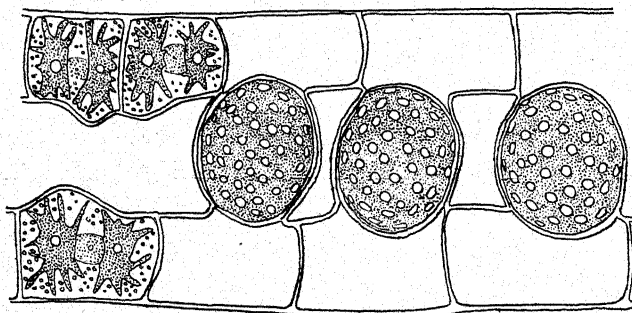


FIG. 201. — *Zygnum pectinatum*. Conjugaison isogame scalariforme, d'après G. M. SMITH (1920).

soit à la surface des plastes, soit encore dans les extrémités de la cellule où ils sont mélangés à quelques chondriosomes et quelques *granula*. Ces globules sont constitués par une substance tannoïde et ils ont la propriété

de fixer électivement les colorants vitaux tels que le rouge neutre ou le bleu de crésyl.

La conjugaison, chez les *Zygnema* (fig. 201), est ordinairement du même type que celle des *Spirogyra*, c'est-à-dire qu'elle appartient au mode scalariforme et qu'il existe une légère hétérogamie. Cependant certaines es-

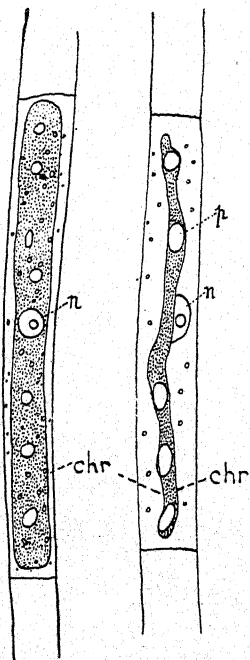


FIG. 202. — *Mougeotia*, cellule, vue de face et vue de profil. Original : (n) noyau ; (p) pyrénioïde ; (chr) chromatophore.

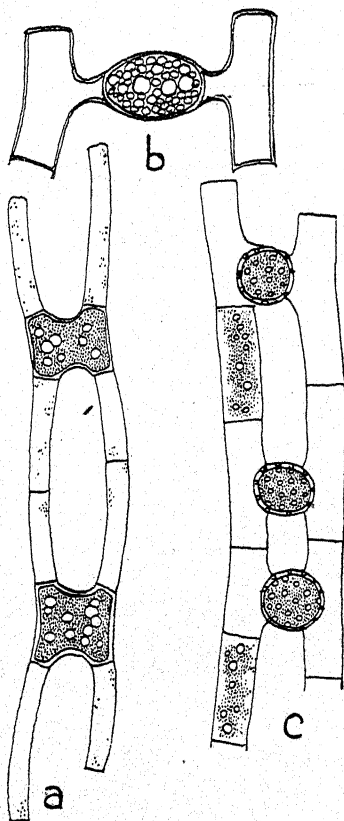


FIG. 203. — a. *Mougeotia gracillima* (Hass). Wittr.,  $\times 400$ . — b. *Debarya laevis* Kützinger,  $\times 225$ . — c. *Debarya calospora* (Palla) West,  $\times 390$ , d'après WEST et FRITSCH. (1927).

pèces présentent la copulation latérale et rarement peut se produire une copulation isogame (fig. 201).

L'isogamie est au contraire la règle dans le genre *Debarya* (fig. 203, c) dont les cellules contiennent un seul chromatophore en forme de plaque axile et munie ordinairement de pyrénioïdes. La conjugaison est scalariforme et les zygotes se forment dans le tube de copulation.

Les *Mougeotia* ou *Mesocarpus* se reproduisent également par conjugai-

son isogame ou presque isogame. Les *Mougeotia* (fig. 202, *chr*) ont des cellules renfermant un chromatophore, en forme de plaque colorée plus ou moins rectangulaire avec de nombreux pyrénoides. Le noyau cellulaire occupe le centre de la cellule, appliqué contre la surface du chromatophore. Ce dernier est bien connu pour sa propriété de s'orienter à la lumière : si la cellule est exposée à une forte intensité lumineuse, le chromatophore peut passer, par rotation de 90°, de la position de face à la position de profil. On ignore s'il s'agit d'un mouvement propre du chromatophore. Il paraît plus vraisemblable qu'il s'agit d'un mouvement déterminé par l'activité générale de la cellule.

La conjugaison montre en général une isogamie parfaite (fig. 203 *a, b*). Ce qui distingue surtout à cet égard les *Mougeotia* des *Debarya*, c'est que les cellules qui vont entrer en conjugaison se séparent, préalablement à la fusion, en gamètes et en cellules stériles par des cloisons diversement placées. La conjugaison est d'ordinaire du type scalariforme ; très rarement elle peut être latérale.

Le genre *Gonatonema* se distingue par sa reproduction exclusivement parthénogénétique.

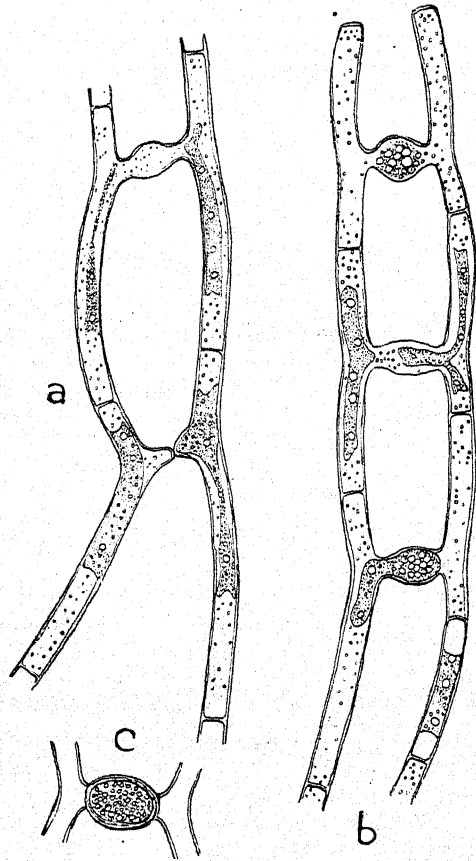


FIG. 204. — *Mesocarpus (Mougeotia) parvulus* Hass., var. *tenuissima*,  $\times 675$  : *a*. Début de la copulation scalariforme, formation d'un canal copulateur. — *b*. Stades plus avancés ; en haut la zygote est formée. — *c*. Zygote mûre.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ALLORGE (V. et P.). — Hétérocontes, Euchlorophycées et Conjuguées de Galice (*Rev. Algolog.*, V, fasc. 3-4, p. 327-382, pl. 17-32, 1931).
- BARY (A. DE). — Untersuchungen über die Familie der Conjugaten (Leipzig, 1858).

- CARTER (N.). — Studies on the chloroplast of Desmids, IV (*Ann. of bot.*, XXXIV, 1920).
- CHOLNOKY (B.). — Einige Bemerkungen zur Zygoten-bildung der Conjugaten (*Arch. f. Protistenk.*, 65, p. 268, 1929).
- Zur Kenntniss der Physiologie einiger fadenbildender Conjugaten. *Ibid.*, 75, p. 1-13, 1931.
- COMÈRE (J.). — Les Desmidiées de France (p. 1-124, 16 pl. Paris, Klinksieck, 1901).
- CZURDA (V.). — Über ein bisker wenig beachtetes Gebilde und andere Erscheinungen im Kerne von *Spirogyra setiformis* Kützing (*Arch. f. Protistenk.*, 45, 1922).
- Die reinkultur von Conjugaten (*Arch. f. Protistenk.*, 53, pp. 215-242, 1926).
- Zur kenntniss der Copulations vorgänge bei *Spirogyra* (*Arch. f. Protistenk.*, 51, p. 439, 1925).
- Expériment. Unters. üb. die Sexualverhältn. der Zygnemales (*Beih. z. bot. Zentralbl. Abt.*, 1, Bd. 47, 1930).
- Zur Morphologie und Systematik der Zygnemen (*Beih. z. bot. Centralbl.* 48, p. 238, 1931).
- Ein neuer eigenartigen Kopulations-ablauf bei einer *Mougeotia* (*Ibid.*, p. 286, 1931).
- DANGEARD (P.-A.). — Sur la présence de crampons chez les Conjuguées (*Le Botaniste*, sér. 2, 1891).
- DANGEARD (Pierre). — Quelques remarques nouvelles sur le cytoplasme des Spirogyres (*Revue Algolog.*, t. 1, p. 422, 1924).
- Sur l'existence de deux variétés du *Spirogyra fluviatilis* Hilse et sur le cytoplasme de ces algues. (*Le Botaniste*, XXIII, pp. 15-28, 1930)
- DEFLANDRE (G.). — Additions à la flore algologique des environs de Paris. Desmidiées (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. 71, p. 911-921, 1924).
- FREY (A.). — Etude sur les vacuoles à cristaux des Clostères (*Rev. génér. de Bot.*, 38, p. 273-286, 1926).
- FRITSCH (F. E.). — Über Entwicklungstendenzen bei Desmidiaceen (*Zeitschr. f. Bot.*, 23, 1930).
- GEITLER (L.). — Über die Kernteilung von *Spirogyra* (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 71, p. 79, 1930).
- GUILLIERMOND (A.). — Sur le chondriome des Conjuguées et des Diatomées (*C. R. Soc. Biol.*, 85, p. 466, 1921).
- LAPICQUE (L.). — Paillettes scintillantes dans le protoplasme des Spirogyres (*C. R. Soc. Biol.*, t. 86, p. 586, 1922).
- LAPORTE (L. J.). — Recherches sur la Biologie et la Systématique des Desmidiées (Paris, P. Lechevalier, Edit., 1931).
- LLOYDS (Fr. E.). — Further observations on the behavior of gamètes during maturation and conjugation in *Spirogyra* (*Protoplasma*, Bd. IV. 1928).
- PETERSCHILKA (F.). — Kernteilung und Pyrenoidvermehrung bei *Mougeotia* (*Arch. f. Protistenk.*, 45, 1922).
- Beitrag zur Kernteilung und parthenosporen bildung von *Spirogyra setiformis* Kütz. (*Arch. f. Protistenk.*, 46, 1923).
- PETIT (P.). — *Spirogyra* des environs de Paris (Paris, 1880, 39 p. 12 pl. Jacques Lechevalier, Edit.).

- PUYMALY (A. de). — Sur un *Spirogyra* (*Sp. fluvialis* Hilse) fixé, pérennant, se multipliant par marcottage et par propagules (*Le Botaniste*, XXI, p. 267, 1929).
- SAUNDERS (H.). — Conjugation in *Spirogyra* (*Annals of Botany*, XLV, p. 233-256, 1931).
- SCHUSSNIG (B.). — Die Systematische Stellung der Conjugaten (*Nuova Notarisa*, Fasc. Comm., pp. 319-352, 8 fig. 1925).
- TRANSEAU (E. N.). — The genus *Mougeotia* (*The Ohio Journ. of Sc.*, 26, p. 311-338, 1926).
- TRÖNDLE (A.). — Über die Kopulation und Keimung von *Spirogyra* (*Bot. Zeit.* 65, p. 187-216, 1907).
- Über die reduktionsteilung in den Zygoten von *Spyrogyra* und über die Bedeutung der Synapsis (*Zeitschr. f. Bot.*, 3, 593, 1911).
- WEST (W.) and WEST (G. S.). — A Monograph of the british Desmidiaceae (*Ray Soc. London*, 1904-1912).
- WEST and CARTER (N.). — (*Ibid.*, vol. V, 1923).
-

## CHAPITRE XIII

# CHAROPHYCÉES

---

### CHARALES (Characées).

Il est admis assez généralement que les Characées sont des Algues. Il faut reconnaître en effet que les unes et les autres possèdent une certaine simplicité dans leur thalle et dans leur reproduction et qu'il n'y a pas de raisons suffisantes pour faire un autre rapprochement, par exemple avec les Bryophytes. Cependant les Characées n'ont pas de lien direct avec un groupe d'Algues déterminé, sauf peut-être avec les Chlorophycées et il n'est pas douteux qu'elles occupent une place à part dans le Monde végétal.

L'organisation et le développement des Characées sont connus depuis longtemps, car ce sont des végétaux très communs qui ont attiré l'attention des botanistes en raison même de leur nature si spéciale, sans compter qu'elles présentent, au physiologiste et à l'étudiant, un objet classique pour l'observation des mouvements protoplasmiques dans les cellules entourées d'une membrane.

Les deux genres *Chara* et *Nitella* sont de beaucoup les plus importants parmi les Characées et les autres genres que l'on a distingués (*Tolypella*, *Nitellopsis*, *Lamprothamnus*, *Lychnothamnus*) ne se signalent nullement par des caractères essentiels et profonds.

#### MORPHOLOGIE.

Les *Nitella* (fig. A) possèdent l'organisation la plus simple. Elles habitent, comme les *Chara* d'ailleurs, exclusivement les eaux douces ou saumâtres. Ce sont des végétaux fixés sur le fond par un système de rhizoïdes et de stolons rampants, d'où s'élèvent des sortes de tiges portant de place en place et très régulièrement des verticilles de rameaux ; ces rameaux sont eux-mêmes ramifiés. Les verticilles correspondent à des *nœuds* de la tige ou des rameaux ; les intervalles entre les verticilles correspondent à des *entre-nœuds*. La tige principale s'accroît longtemps par le jeu d'une initiale située à son sommet. Les rameaux verticillés ne s'accroissent pas, au contraire, au delà d'une certaine longueur : ils ont un développement limité, d'autre part ils présentent une symétrie bilatérale parce que les rameaux

verticillés secondaires qu'ils portent sont disposés également à droite et à gauche par rapport à un plan vertical. Pour ces raisons, les rameaux verticillés de la tige ont été comparés à des feuilles et les rameaux secondaires à des folioles. Chez les *Nitelles* (fig. 205) les feuilles présentent souvent un seul nœud avec une seule paire de folioles, tandis que chez les *Chara*

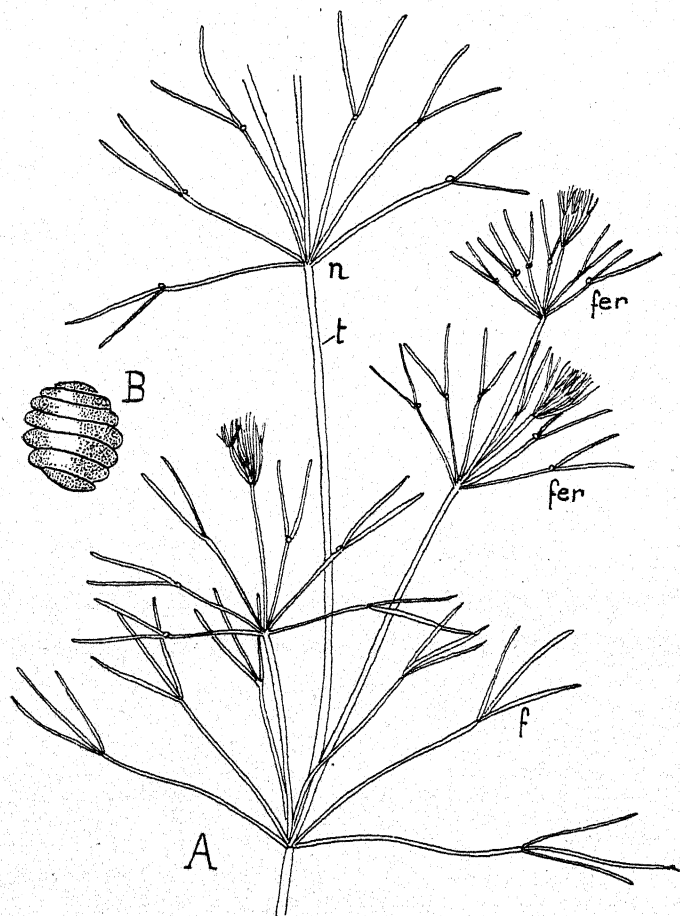


FIG. 205. — *Nitella opaca* f. *laxa*. gr. nat., d'après MIGULA (1898) : A. (fer) feuilles fertiles ; (t) tige ; (n) nœud de la tige. — B. Oogone,  $\times 27$ .

(fig. 208, A, B), les feuilles possèdent plusieurs nœuds et entre-nœuds successifs, avec de nombreuses folioles dont les plus grandes se trouvent à la face supérieure des feuilles.

La tige des *Nitelles* et des *Chara*, formée de nœuds et d'entre-nœuds et portant des verticilles de feuilles, se ramifie elle-même au moyen de branches (fig. 208, r) qui prennent naissance au niveau d'un verticille et à l'aisselle

d'une des feuilles de ce verticille. Ces branches ont la même structure et le même mode de croissance que la tige.

Malgré une nomenclature analogue, la difficulté d'assimiler la tige et les feuilles des Characées aux organes de même nom des Plantes supérieures est réelle, quand on songe que les entre-nœuds de la tige des Nitelles sont formés par une seule cellule extrêmement allongée, tandis que les nœuds sont représentés, eux-mêmes par un petit nombre de cellules.

L'origine de la structure si particulière des Characées se déduit facile-

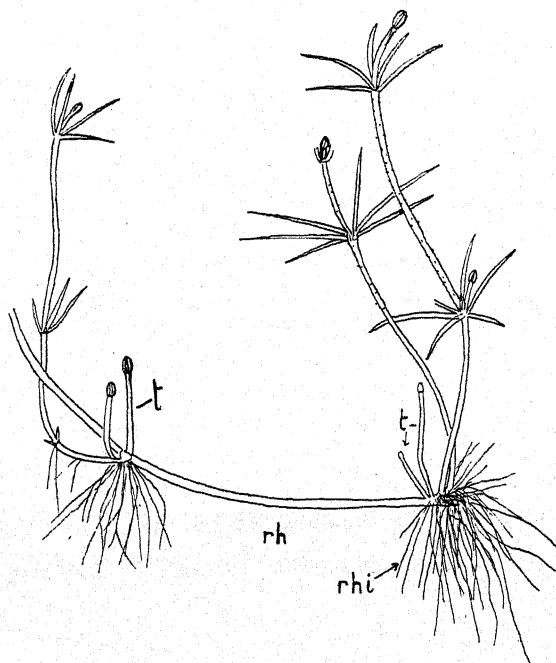


FIG. 206. — Pousses jeunes de *Chara ceratophylla* développées sur une tige enterrée (*rh*) ; (*t*) jeunes tiges dressées ; (*rhi*) rhizoïdes développés aux nœuds. Original.

ment du cloisonnement de l'initiale située à l'extrémité de la tige ou des branches. Cette cellule apicale (fig. 207, *a*), en forme d'hémisphère à convexité tournée vers l'extérieur, se divise parallèlement à sa face plane. Les segments successifs qui se détachent de l'initiale ont tout d'abord la forme d'un disque, mais, rapidement, ils se différencient pour produire alternativement les nœuds et les entre-nœuds successifs de la tige. Les cellules destinées à donner les entre-nœuds s'allongent beaucoup sans se cloisonner et produisent ainsi des articles cylindriques, atteignant plusieurs centimètres et quelquefois même plusieurs décimètres de longueur.

Les cellules qui donneront un nœud de la tige sont, à l'origine, en forme de lentilles biconcaves ; elles se cloisonnent bientôt de façon à donner un

disque pluricellulaire composé de cellules centrales et de cellules périphériques au nombre de 6 ou de 8 (fig. 209, *n*). Ces dernières donnent ensuite naissance aux verticilles de feuilles ; à cet effet, elles font saillie à l'extérieur, puis s'allongent beaucoup ; leur cellule terminale fonctionne tout d'abord comme une initiale et produit des nœuds et des entre-nœuds successifs, toujours en petit nombre, car, au bout de peu de temps, la croissance des feuilles s'arrête. Aux nœuds de la feuille se développent les folioles (fig. 207, *c*, *fo*) de la même manière que, sur la tige, se développent les feuilles.

Le cloisonnement des cellules nodales de la tige n'est pas simultané,

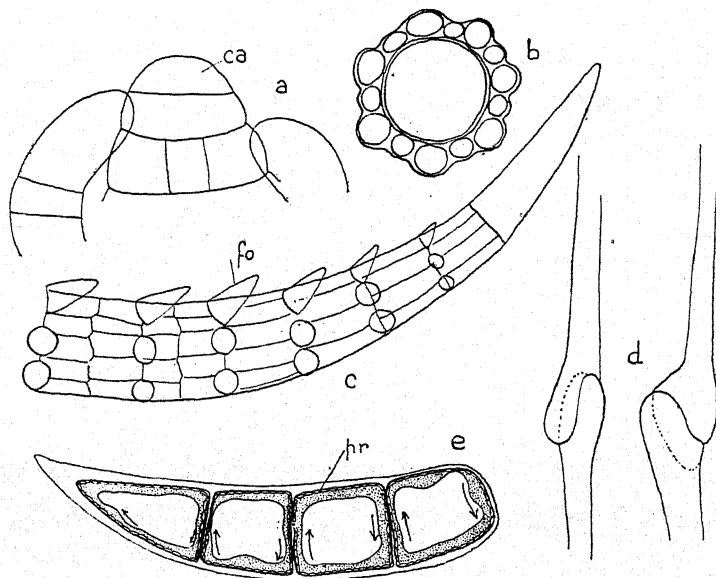


FIG. 207. — *a*. Sommet d'une tige de *Chara*: (*ca*) cellule apicale. — *b*. Coupe d'une tige adulte. — *c*. Feuille avec des verticilles de folioles (*fo*). — *d*. Disposition des cloisons dans les rhizoïdes. — *e*. Cellules d'une feuille jeune vues en coupe optique ; (*pr*) protoplasme en mouvement. Original.

mais successif, de sorte que les cellules périphériques et, par voie de conséquence les feuilles qu'elles engendrent, sont formées les unes après les autres, dans un certain ordre. Il y a donc, dans un verticille, bien que les feuilles adultes puissent présenter le même développement, une feuille plus ancienne que les autres. C'est généralement à l'aisselle de cette feuille que prend naissance une branche née sur la tige principale (fig. 209, *r*).

Les *Chara* présentent la même structure d'ensemble que les *Nitelles*. La principale différence résulte d'un cloisonnement moins simple des nœuds chez les *Chara* et de la présence d'une cortication qui vient compliquer la structure de la tige. En outre la membrane des *Chara* est le plus souvent fortement incrustée de carbonate de chaux.

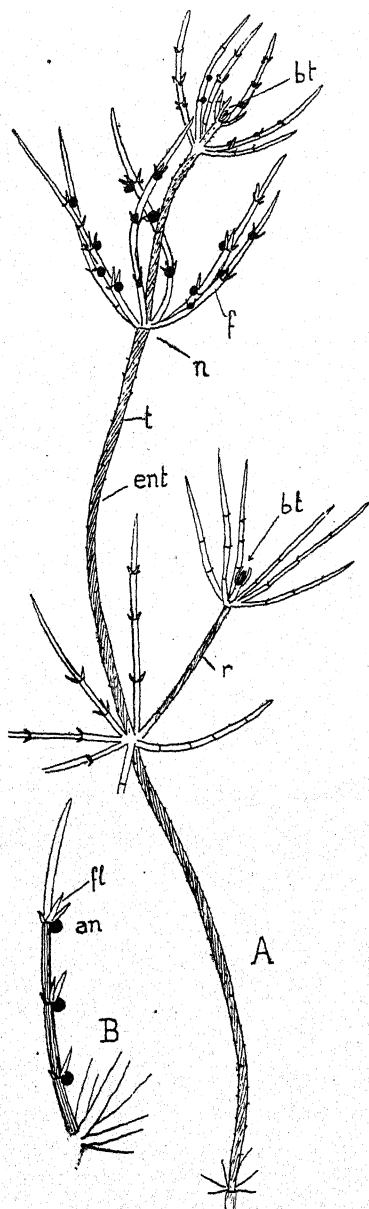


FIG. 208. — *Chara ceratophylla* : A. Plante entière, 3/4 gr. nat. — B. Feuille fertile isolée : (bt) bourgeon terminal; (r) rameau; (f) feuille; (fl) foliole; (an) anthéridie; (ent) entre-nœud; (n) nœud de la tige. Original.

Les entre-nœuds des *Chara* (fig. 208 *ent*) sont formés, comme ceux des *Nitelles*, d'une longue cellule cylindrique (*cellule internodale*), mais celle-ci est toujours recouverte par une écorce formée d'une assise de cellules disposées en files régulières d'un nœud à l'autre (fig. 207, *b*). Les feuilles présentent une cortication analogue à celle de la tige, mais plus simple et seule la cellule terminale de la feuille reste dépourvue d'enveloppe (fig. 210, *ct*).

L'écorce de la tige des *Chara* tire son origine des différents nœuds, à la base et au-dessus de chaque feuille. A cet endroit, les cellules qui forment le nœud basal de chaque feuille envoient vers le bas et vers le haut des prolongements qui s'appliquent à la surface des cellules internodales (fig. 209, *pr*).

A l'origine, c'est-à-dire à une petite distance du sommet de la tige, l'écorce d'un entre-nœud encore très court se compose de cellules de deux sortes, les unes descendant du nœud supérieur, les autres s'élevant du nœud inférieur, de telle sorte qu'elles se rencontrent au milieu de l'entre-nœud, où leurs extrémités sont soudées ensemble. Le nombre de ces cellules corticales correspond généralement à celui des feuilles dans un verticille, mais il peut être double ou triple (fig. 207, *b*).

Les choses n'en restent pas là, car, lorsque l'entre-nœud s'allonge, les cellules corticales suivent cet allongement et, la plupart du temps, elles se cloisonnent en produisant alternativement des cellules courtes et des cellules longues (fig. 211 *c*); les éléments courts sont comparables à des sortes de nœuds; ils développent souvent vers l'extérieur des aiguillons (*acicules*) (fig. 211 *ac.*), qui donnent à la tige de

beaucoup de *Chara* un aspect hérissé (*Chara hispida*, *Ch. crinita*, etc.).

Les cellules de *Nitella* et de *Chara* peuvent atteindre de grandes dimensions. La cellule initiale tout d'abord, au sommet de la tige, est un élément assez gros, uninucléé, dont les plastes discoides sont dépourvus de chloro-

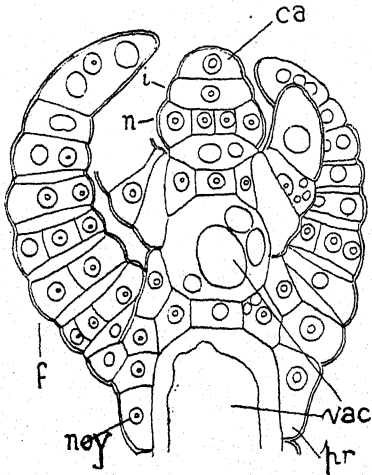


FIG. 209. — Coupe longitudinale axiale dans le bourgeon terminal de *Chara fragilis*  $\times 380$  : (ca) cellule apicale ; (i) entre-nœud ; (n) nœud ; (noy) noyau ; (f) feuille ; (vac.) vacuoles ; d'après SACHS.

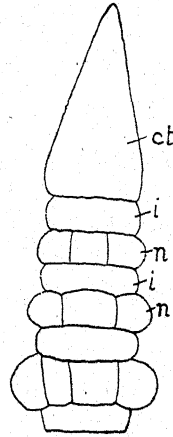


FIG. 210. — Jeune feuille de *Chara* montrant la succession des nœuds (n) et des entrenœuds (i) avec leur mode de cloisonnement. Original.

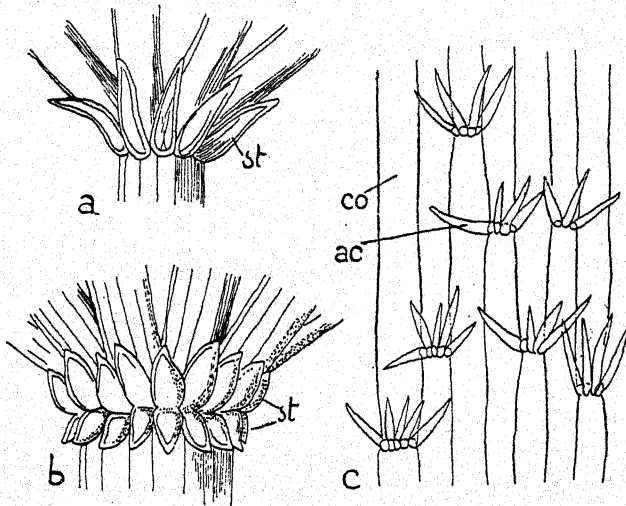


FIG. 211. — a. *Chara scoparia* ; nœud de la tige présentant un verticille de stipules (st),  $\times 12$ . — b. *Ch. ceratophylla* avec deux verticilles de stipules (st),  $\times 12$ . — c. *Ch. crinita* ; écorce de la tige montrant les cellules corticales allongées (co) et les aiguillons (ac) développés sur les cellules corticales courtes,  $\times 40$ , d'après MIGULA.

phylle et colorés seulement par du carotène. Au voisinage du point de végétation, c'est-à-dire à une petite distance de l'initiale, les cellules sont courtes et uninucléées et renferment plusieurs vacuoles assez grosses ; les plastes verdissent à mesure qu'on s'éloigne du sommet et le carotène disparaît peu à peu.

Dans les cellules adultes allongées, comme les cellules internodales, les noyaux sont nombreux et, fait particulier, ils se divisent fréquemment

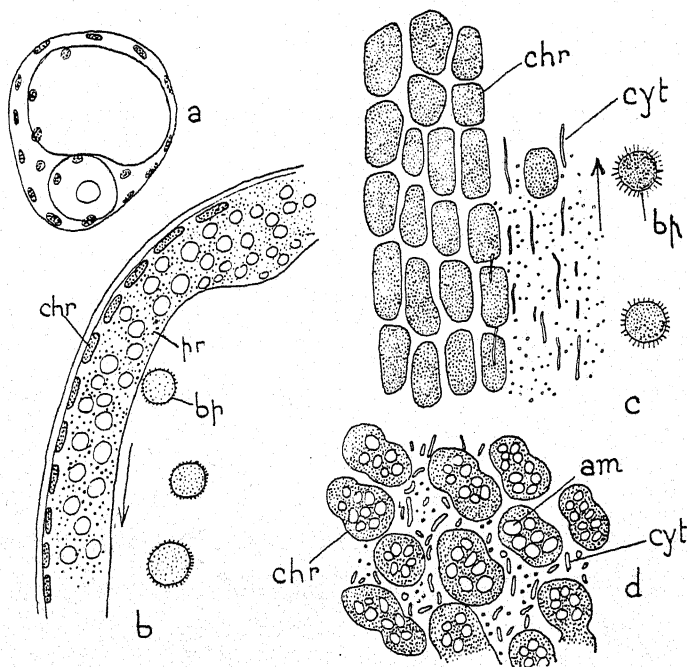


FIG. 212. — Cellule des Characées : a. Cellule nodale de *Chara*. — b. Portion de protoplasme pariétal de *Nitella*, vue en coupe optique. — c. Le même vu de face montrant, de gauche à droite, trois plans différents. — d. Autre région du protoplasme pariétal dans une cellule internodale : (chr) chromatophore ; (pr) protoplasme ; (bp) boule protéique ; (cyt) cytosomes ; (am) amidon  $\times 1.150$  Original.

par division indirecte ou amitose ; le centre des cellules est occupé par une très grande vacuole de suc cellulaire, tandis que la périphérie est formée de protoplasme disposé en deux couches : l'une, extérieure, contenant les chloroplastes demeure immobile, l'autre interne, qui contient de nombreux noyaux et diverses inclusions, se déplace activement par un mouvement de rotation assez rapide (Fig. 212, b, c). Souvent quelques plastes verts, probablement détachés de la couche pariétale, sont entraînés eux aussi par le courant protoplasmique. La partie mobile du protoplasme, la plus considérable, présente une structure granuleuse complexe ; les plus grosses

inclusions sphériques sont probablement des lipides, on y remarque aussi des filaments cytosomiques (fig. 212 *cyt*).

Par suite de la grande taille de leurs cellules internodales dépourvues de cortication et d'incrustations calcaires, les Nitelles se prêtent admirablement à l'étude du protoplasme. Si l'on examine l'une de ces cellules à un faible grossissement, on remarque une interruption dans la garniture des chloroplastes pariétaux le long d'une ligne longitudinale. La ligne claire ainsi déterminée correspond à une zone étroite séparant deux courants protoplasmiques de sens contraire. Dans la grande vacuole centrale, chez les Nitelles, s'observent des inclusions spéciales sous forme de sphères réfrigentes (fig. 212, *bp*) de tailles diverses, d'aspect souvent épineux. Il s'agit, autant que l'on sache, de corps protéiques. Bien que situées dans la vacuole, ces inclusions se déplacent d'un mouvement de rotation analogue à celui du protoplasme, mais plus lent, ce qui prouve que le suc vacuolaire est influencé et mis en mouvement par le frottement du protoplasme sur les molécules liquides.

Les cellules nodales (fig. 212, *a*), beaucoup plus courtes que les cellules internodales et sensiblement isodiamétriques, montrent aussi la rotation du protoplasme. Ces cellules sont, comme nous l'avons vu, l'origine des feuilles et des folioles et c'est également à leurs dépens que se forment les organes reproducteurs : elles ont donc la valeur de cellules méristématiques.

#### REPRODUCTION.

Les Characées se développent pendant la belle saison ; durant l'hiver elles se maintiennent généralement par les bases de tiges et les rhizomes qui peuvent produire un nouvel appareil végétatif au printemps suivant (fig. 206, p. 210). Les plantules ainsi formées ont leurs premiers entre-nœuds dépourvus de cortication. Il existe d'autre part, chez un certain nombre de *Chara*, des organes spécialisés qui accumulent des réserves et peuvent assurer d'une année à l'autre la persistance de la plante : ces organes sont des bulbilles qui prennent naissance soit sur la tige, soit sur les filaments souterrains (rhizoïdes). Les premiers correspondent à des pousses courtes, groupées ensemble, où les nœuds et les entre-nœuds demeurent très courts et sont gonflés au point de devenir méconnaissables (*Chara stelligera*). Les bulbilles formées sur les rhizoïdes sont d'une nature analogue. Les unes et les autres germent en produisant des pousses dressées et des filaments radicaux.

En dehors de ces procédés de multiplication végétative, la reproduction sexuée est richement représentée chez les Characées qui forment abondamment des oogones et des anthéridies. Ces organes peuvent se former côte à côte (monoécie), ou sur des plantes différentes (dioécie). Chez les Nitelles, ils sont terminaux et situés à l'extrémité des feuilles (fig. 205, *ter*) ; chez les *Chara*, ils sont disposés à la face supérieure des feuilles, au niveau de chaque nœud, où ils occupent la place des folioles les plus âgées (fig. 214).

Chez un *Chara* monoïque l'oogone et l'anthéridie (fig. 213, *oog*, *an*) sont placées l'un au-dessus de l'autre à chaque nœud de la feuille et, disposées latéralement par rapport à eux, s'observent quelques folioles qui ont reçu le nom de *bractéoles* (fig. 213, *fo*).

L'anthéridie (fig. 213, *an*) est un organe sphérique, coloré en jaune ou en

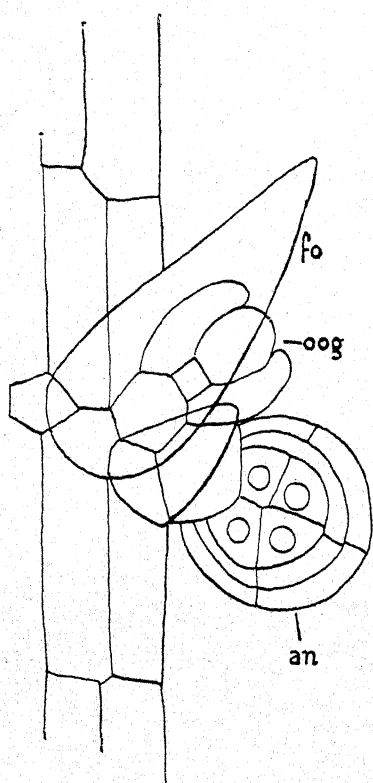


FIG. 213. — Insertion d'un oogone (*oog*) et d'une anthéridie (*an*) sur la feuille d'un *Chara*; (*fo*) foliole; l'anthéridie et l'oogone à l'état jeune sont vus en coupe optique. Original.

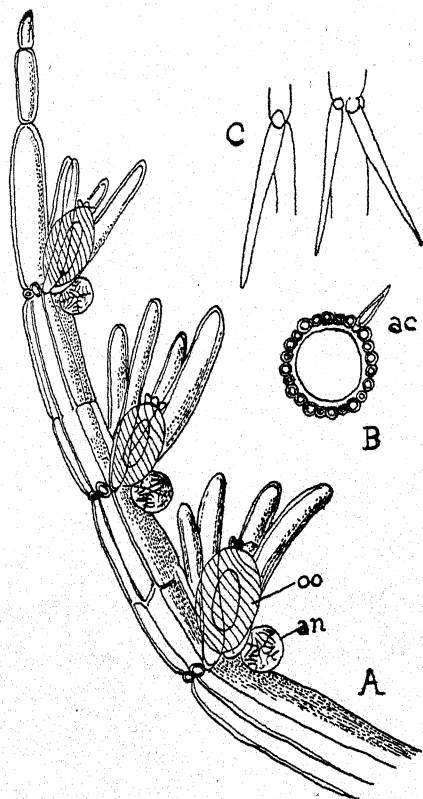


FIG. 214. — *Chara hispida*: A. Feuille fertile portant des anthéridies (*an*) et des oogones (*oo*),  $\times 45$ . — B. Coupe de la tige; (*ac*) aigillon,  $\times 8$ . — C. Aiguillons de la tige,  $\times 24$ , d'après MIGULA.

rouge à maturité et dont le diamètre peut atteindre environ un millimètre. Elle possède une paroi composée de 8 cellules (fig. 215, *ec*) en forme de boucliers concaves et elle contient de nombreux filaments anthéridiens enchevêtrés (fig. 215, *fil*). L'oogone (fig. 214, *oo*), situé au-dessus, du côté de l'extrémité de la feuille, consiste en une sorte d'œuf allongé, couronné par des cellules au nombre de 5, disposées en une rosette qu'on appelle la *coronule*. La paroi de l'oogone est formée par 5 cellules, enroulées en spirale, qui enveloppent

la cellule-œuf unique, riche en protoplasme et en matériaux de réserve. La position des organes sexuels et l'histoire du développement montrent que l'antheridie correspond à une foliole et l'oogone à un rameau particulier né à l'aisselle de cette foliole.

L'antheridie représente à son début une foliole dont la cellule terminale évolue en un sac antheridien, tandis que la cellule basale se cloisonne un petit nombre de fois pour former une sorte de pied très court à l'antheridie. La marche des cloisonnements est suffisamment indiquée sur la figure (fig. 216, *a*, *b*, *c*).

L'antheridie achevée (fig. 215, *a*) se compose des éléments suivants : une paroi formée de 8 cellules triangulaires qui sont soudées par leurs bords et

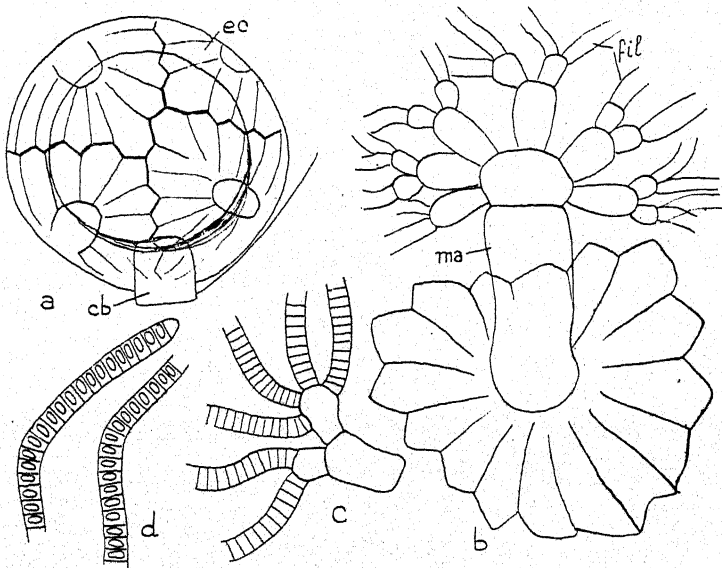


FIG. 215. — Antheridie de *Chara* : *a*. Antheridie entière montrant les écussons (*ec*) et la cellule basale (*cb*). — *b*. Un écusson isolé, vu par la face interne, montrant le manubrium (*ma*) et les filaments antheridiens (*fil*). — *c*, *d*. Filaments antheridiens. Original.

qui sont divisées intérieurement par des cloisons incomplètes ; quatre d'entre elles correspondent à la moitié supérieure de l'antheridie, les quatre autres présentent à leur base un pan coupé par lequel elles s'insèrent sur la cellule basale de l'antheridie (fig. 215, *cb*).

Chacune des cellules de la paroi porte en son milieu une cellule cylindrique, allongée, dirigée vers le centre de l'antheridie et qu'on appelle le *manubrium* (fig. 215, *ma*). Chacun des manubriums a détaché vers l'intérieur une cellule arrondie, laquelle sert de support à d'autres cellules au nombre de six ; sur ces dernières sont fixées respectivement quatre filaments antheridiens incolores (*fil*), producteurs d'anthrozoïdes, dont le nombre, dans chaque antheridie, atteint près de 200. Il n'y a pas d'ailleurs une règle absolument fixe

et il arrive assez souvent que le chiffre de 200 est largement dépassé pour les filaments anthéridiens.

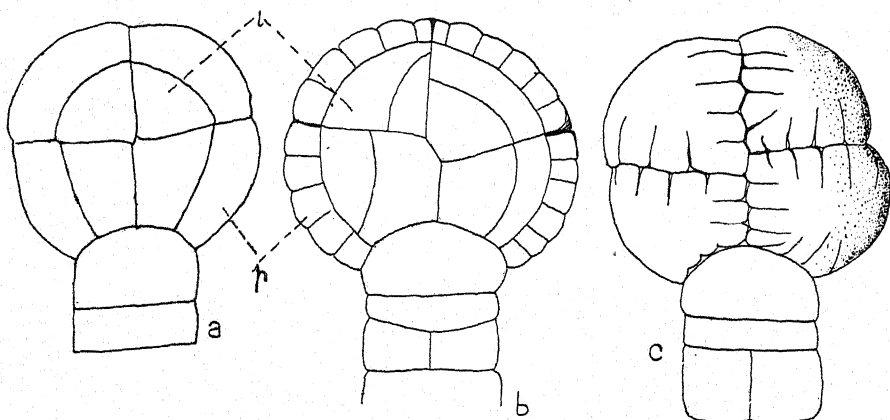


FIG. 216. — Jeunes stades de l'antheridie de *Ch. ceratophylla* : a., b. Vue en coupe. — c. Vue extérieure d'un stade correspondant à la fig. b. Cellules internes (i) et cellules de paroi (p).

Les filaments mâles (fig. 215, d), par suite de leur longueur et de leur nombre,

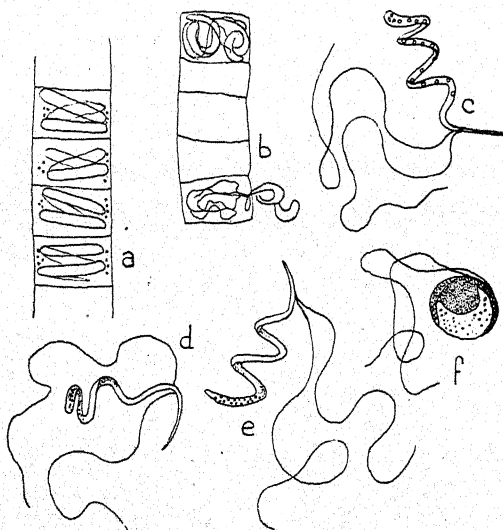


FIG. 217. — *Chara foetida* A. Br. : a. Cellules-mères d'antherozoïdes. — b. Sortie des antherozoïdes mûrs. — c., d., e. Antherozoïdes libres, examinés à l'état vivant,  $\times 1.000$ . — f. *Chara fragilis*. Antherozoïde un peu avant maturité (le noyau est représenté en pointillé foncé),  $\times 1.000$ , d'après GUIGNARD (1889), les autres fig. originales.

bre, sont pelotonnés et enchevêtrés au centre de l'antheridie. Lorsqu'on ouvre la paroi, en dissociant les cellules qui la composent, les filaments se déroulent : chacun d'eux se compose d'une seule rangée de cellules discoïdes incolores, dont le nombre s'augmente par des divisions successives et qui deviennent chacune finalement la cellule-mère d'un antherozoïde (fig. a). Ces derniers ont une ressemblance étonnante avec les antherozoïdes des Bryophytes (fig. 217, c, d, e). Ils se composent d'un long corps filamenteux spiralé, aminci en pointe à l'une de ses extrémités qui porte deux cils.

La plus grande partie du corps de l'antherozoïde est formée par le noyau, entouré par une couche très mince de protoplasme (fig. 217, f). Les antherozoïdes de *Chara*

et de *Nitella* ont été remarquablement décrits, dès 1851, par THURET.

Lorsqu'on suit le développement de l'anthérozoïde, comme l'ont fait GUIGNARD (1889) et BELAIEFF (1894), la région où sont fixés les cils apparaît comme un organe particulier se colorant à la manière du noyau et qu'on appelle le *blépharoplaste*.

Le développement de l'oogone des *Chara* (fig. 213, *oog*) permet d'assimiler cet organe à un rameau particulier très court, composé à l'origine de trois cellules superposées : une cellule internodale à la base, une cellule nodale intermédiaire et une cellule terminale. Cette dernière produit la cellule œuf ou oosphère ; pour cela elle ne se divise pas à la manière de la cellule anthéridiale, bien qu'elle lui soit probablement homologue : il lui suffit d'accroître ses dimensions, cependant elle peut détacher à sa base une cellule unique. Chez les *Nitelles*, le cloisonnement va un peu plus loin et trois cellules aplaties sont formées à la base de la cellule-œuf, où elles ne jouent aucun rôle (fig. 219 b).

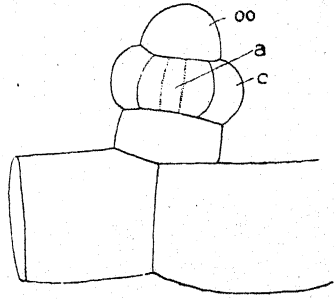


FIG. 218. — Très jeune oogone de *Nitella*: (oo) cellule-œuf ; (a) cellule centrale ; (c) cellule périphérique. Original.

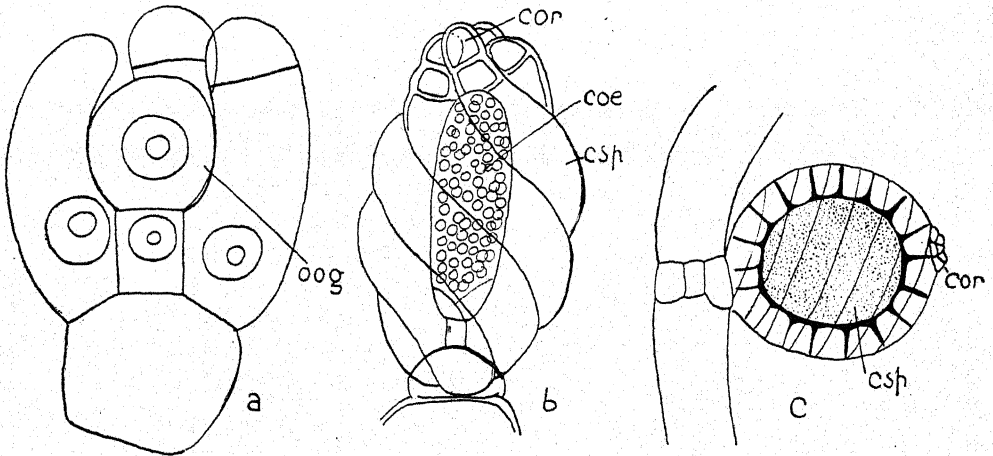


FIG. 219. — a., b., c. Oogones à divers états de développement (*Nitella*) : (a) état très jeune ; (b) état plus avancé. — c. Oogone mûr : (oog) oogone ; (csp) cellules spirales ; (cor) coronule ; (coe) cellule-œuf. Original.

La cellule internodale inférieure reste courte et ne se divise pas ; elle sert de support à l'oogone qui est ainsi à peu près sessile.

La cellule nodale située immédiatement au-dessous de l'œuf se cloisonne de façon à donner une cellule centrale (fig. 218, a) et 5 cellules périphériques (c), qui s'accroissent en s'appliquant à la surface de l'œuf, de façon à le

recouvrir complètement (fig. 219, *a*) ; en s'allongeant, ces cellules deviennent comparables à des filaments (fig. 219, *b*, *csp*) ; elles s'enroulent en spirale et peuvent décrire autour de l'œuf mûr plusieurs tours de spire (*c* ; *csp*). L'extrémité des cellules spirales se relève au-dessus de l'œuf, où elle forme une sorte de couronne et elle se sépare de bonne heure du reste, par une ou deux cloisons. Ainsi prend naissance la *coronule* (fig. 219, *cor*) qui est constituée chez les *Chara* par cinq cellules et, chez les *Nitelles*, par dix cellules.

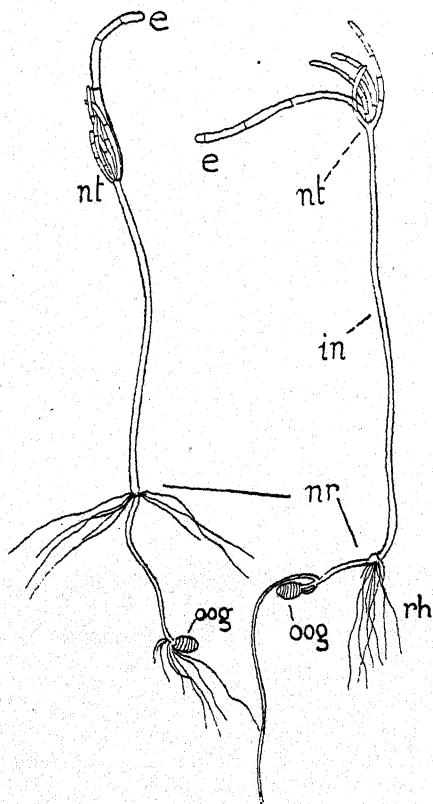


FIG. 220. — Plantules issues de l'œuf (*oog*) chez les *Chara*, d'après PRINGSHEIM, 1863  $\times 5$  : (*in*) entre-nœud ; (*nr*) nœud racinaire ; (*nt*) nœud de la tige, (*e*) extrémité du proembryon ; (*rh*) rhizoïdes.

La fécondation a lieu de la façon suivante : les anthérozoïdes sont mis en liberté par la dissociation des cellules en écusson composant la paroi de l'anthéridie et par l'ouverture d'un orifice latéral dans la membrane des cellules-mères d'anthérozoïdes. La pénétration de l'anthérozoïde dans l'œuf a lieu par l'intervalle existant au sommet de l'oögone entre les cellules de la coronule.

L'œuf, une fois formé, subit une maturation spéciale qui consiste surtout dans une transformation de sa membrane propre et dans celle de l'oögone qui lui reste intimement soudée. Le tout se lignifie et peut même se durcir par l'apport de calcaire. A l'intérieur de l'œuf se constituent les réserves d'amidon, en grains relativement très gros, accompagnés de grains plus petits. Ainsi l'œuf des *Chara*, qui porte encore à sa surface une enveloppe spiralee correspondant à la paroi de l'oögone, devient un organe de

conservation très résistant. Les œufs de *Chara* sont bien connus à l'état fossile dans divers sédiments (voir chap. XXII, p. 430).

Les Characées, malgré leur organisation relativement perfectionnée, ne sont pourtant, en ce qui concerne le cycle évolutif, que des haplobiontes. D'après OEHLKERS (1916) en effet, la réduction chromatique se produirait dès la germination de l'œuf. Il faut noter cependant que, plus récemment, TUTTLE (1924) a émis l'opinion que les Characées seraient des *diplontes*

et que la réduction chromatique précéderait immédiatement la formation des gamètes. Il est peu probable qu'il en soit ainsi.

La germination de l'œuf des *Chara* donne des plantules (fig. 220) qui ressemblent, dès le début, à la plante adulte et qui se développent aussitôt. Elles ont été décrites très soigneusement par PRINGSHEIM (1863) et, quelques années plus tard, DE BARY a montré quels étaient les premiers stades du cloisonnement de la plantule sortie de l'œuf. L'étude cytologique de la germination à ses débuts (OEHLKERS, 1916) est rendue difficile par la dureté des téguments et l'abondance des matériaux contenus dans l'œuf. Les deux premières divisions du noyau diploïde donnent quatre noyaux dont trois dégénèrent ; le noyau haploïde, qui demeure, participe seul à la formation des cellules de la plantule nouvelle sortant de l'œuf.

Les plantules de *Chara* provenant de l'œuf ne se développent pas tout à fait directement. En effet la première tige de l'embryon a des caractères un peu particuliers (fig. 220, e) et la tige définitive (*nt*) se forme latéralement à cette dernière. Il y a donc, au début, formation d'une sorte de tige primordiale, dont l'un des nœuds fournit le point de végétation de la future tige dressée et qui rejette de côté le sommet du proembryon.

Le cycle de végétation et la structure éloignent les Characées des Bryophytes, malgré les analogies dans la constitution des anthérozoïdes. L'absence de zoospores, l'organisation élevée de leur appareil végétatif et de leurs organes de reproduction sexuée les font ranger parmi les Algues les plus perfectionnées.

## BIBLIOGRAPHIE

- BESSENICH (K.). — Über Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt und dem übrigen Pflanzenkörper bei *Chara* (*Jahrb. Wiss. Bot.*, 62, pp. 214-243, 14 fig. 1923).
- GAVAUDAN (P.) et CAZALAS (R.). — Sur quelques phénomènes tératologiques observés pendant la spermatogénèse des Characées (*C. R. Ac. Sc.*, 142, p. 1480, 1931).
- GROVES (J.) and BULLOCK-WEBSTER (G. R.). — *British Charophyta* (*Ray Society*, vol. II, London, 1924).
- HY (F.). — Characées de France (*Soc. Bot. Fr. Mém.*, 26, 1913).
- KARLING (J. S.). — Nuclear and cell-division in *Nitella* and *Chara* (*Bull. Torrey Bot. Club.*, 53, 317-379, 1926).
- Nuclear and cell-division in the antheridial filaments of the Characeae (*Bull. Torrey Bot. Club.*, 55, p. 11-39, pl. 1, 1928).
- LINDSBAUER (K.). — Über eigenartige Zellkerne in *Chara*-Rhizoiden (*Österr. Bot. Gesell.*, 76, p. 249-262, 1 pl. 13 fig., 1927).
- MIGULA (W.). — Die Characeen (*Rabenhorst's Kryptogamenflora*, 5, 1897).
- *Charophyta* in Pascher (*Süßwasserflora*, 11, 1925).
- OEHLKERS (Fr.). — Beitrag zur Kenntniss der Kernteilungen bei den Characeen (*Ber. d. deutsch. Bot. Gesell.*, 34, pp. 223-227, 1916).

- PRINGSHEIM (N.). — Über die Vorkeime und die nacktfüssigen Zweige der Charen (*Pringsh. Jahrb.*, 3, p. 294-322, pl. IX-XIII, 1863).
- RICHTER (J.). — Über Reactionen der Characeen auf äussere Einflüsse (*Flora*, 78, p. 399, 1894).
- STALBERG, NILS. — Studien über den Zellinhalt von *Nitella opaca* (*Bot. Notiser*, p. 305-322, 4 fig., 1927).
- THURET (G.). — Recherches sur les zoospores des Algues et les anthéridies des Cryptogames, 2<sup>e</sup> p., 1851.
- TUTTLE (A. H.). — The location of the reduction divisions in a charophyte (*Univers. California Publ. Bot.*, 13, 227-234, 2 pl. 1926).
- VOUK (V.). — Zur Biologie der Charophyten (*Verhandl. d. int. Ver. f. th. u. angew. Linn.*, Bd. IV, 1929).
- ZIRKLE (C.). — The structure of the chloroplasts in certain higher plants (*Amer. Journ. Bot.* 13 (5 et 6), p. 301 et 321, 1926).
-

## CHAPITRE XIV

# PHÉOPHYCÉES

---

### Caractères généraux.

Les Phéophycées, ou Algues brunes, sont des formes marines, à quelques rares exceptions près (*Pleurocladia lacustris*, *Lithoderma*, *Heribaudiella*, *Bodanella*). On classe parmi elles la plupart des Algues à pigment brun (à l'exclusion des Diatomées). La chlorophylle, associée comme d'ordinaire à la xanthophylle et à la carotène, est ici masquée plus ou moins par le pigment brun appelé *fucoxanthine* ou encore *phycoxanthine* : il s'agit d'un pigment *carotinoïde*, dont la formule  $C^{40} H^{54} O^6$  (MOLISCH, WILLSTÄTTER) est voisine de celle de la xanthophylle. En fait, les Algues brunes possèdent à l'état vivant une teinte allant du brun fauve au brun foncé ou olivâtre.

Un caractère important à noter de la cellule des Phéophycées est l'absence d'amidon : les inclusions cellulaires sont représentées par des corps gras (gouttelettes d'huile) et surtout par les éléments connus un peu improprement sous le nom de « grains de fucosane » (fig. 364, *fuc*) : ce sont des corps réfringents, assez souvent globuleux, incolores, formés par une substance à l'état demi-fluide ; lorsqu'ils sont assez volumineux, leurs changements de forme, ainsi que leurs déplacements à l'intérieur du protoplasme sont faciles à noter. Très exceptionnellement, certains « grains de fucosane » peuvent s'observer dans l'intérieur des vacuoles ordinaires, où ils se montrent animés de mouvements browniens.

Le fucosane a la propriété de fixer énergiquement divers colorants vitaux (bleu de crésyl, bleu de méthylène) ; il se colore par le bleu d'indophénol naissant et prend une teinte noire sous l'action du tétroxyde d'osmium. Sa coloration rouge par la vanilline chlorhydrique montre que le fucosane appartient au groupe des *tanoïdes pyrocatechiques* (réaction de la phloroglucine).

Les grains de fucosane ont été l'objet de nombreux travaux dont les résultats sont parfois contradictoires. Leur nature hydrocarbonée avait été soutenue autrefois par HANSTEEN et c'est même à la suite de ces recherches que le nom de *fucosane*, qui rappelle cette origine, est demeuré. CRATO (1892) en fait des *physodes*, c'est-à-dire des organites doués d'un mouvement propre, tandis que MANGENOT (1922) les considéra tout d'abord

comme des précipités vacuolaires, puis finalement (1930) comme des vacuoles spéciales. Il paraît légitime, avec OLTMANNS (1922), de comparer les vésicules à fucosane des Phéophycées aux « Gerbstoffbläschen » des Conju-

guées. Ce sont en somme des enclaves spéciales à tannins (voir p. 378).

Les données concernant les pyrénoides des Algues brunes (fig. 364, *py*) sont moins certaines. Il s'agit de corps réfringents incolores, fixés sur les phéoplastes et qui représentent peut-être une élaboration spéciale du plaste, de nature protéique. Ils sont surtout bien nets chez les *Ectocarpus*. Les cytosomes ont été décrits chez un certain nombre de Phéophycées (MANGENOT); dans la cellule vivante, ils sont presque toujours très difficiles à mettre en évidence (P. DANGEARD, 1930). Voir aussi la figure 364.

Dans une partie importante des Algues brunes, connues sous le nom de Phéosporées,

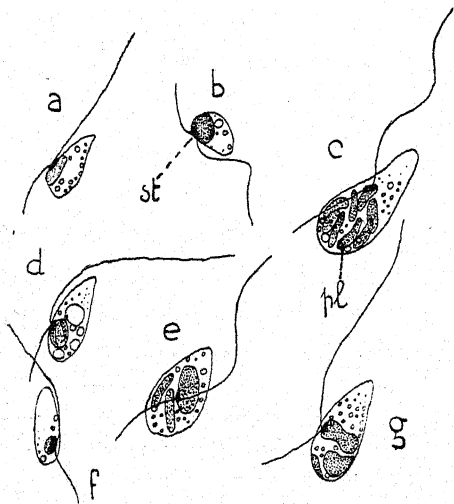


FIG. 221. — Zoospores de sporanges uniloculaires et pluriloculaires de Phéosporées d'après P. KUCKUK (1912). — a. *Ectocarpus siliculosus*. — b. *Sphacelaria olivacea*. — c. *Punctaria plantaginea*. — d. *Laminaria saccharina*. — e. *Asperococcus echinatus*. — f. *Tilopteris Mertensii*. — g. *Ectocarpus granulosus*: (pl) plastides; (st) stigma.

la reproduction a lieu par des zoospores à deux cils inégaux (fig. 221); le grand cil est antérieur pendant la marche. Ces zoospores contiennent un ou plusieurs chromatophores bruns, dont l'un porte sur son bord libre un stigma (st.); à ce niveau s'insèrent les cils. Il existe de petites granulations dans le protoplasme et, dans certains cas, on a vu qu'il s'agissait de gouttelettes d'huile et de fucosane.

### Classification.

Il est encore difficile actuellement de donner une classification satisfaisante des Phéophycées. Le dernier mot n'est pas dit et, dans un grand nombre de cas, le cycle évolutif a été découvert récemment (Laminariacées, *Chorda filum*, Dictyosiphonées, Sporochnacées), ce qui a conduit à modifier sensiblement les cadres anciens des groupements.

L'ancienne classification de KJELLMAN, adoptée par OLTMANNS dans la première édition de son traité (1905), comportait la division des Algues brunes en Phéosporées (groupe créé par THURET), Acinétosporées et Cyclosporées. En 1917, après la découverte de l'alternance de génération des

Laminaires par SAUVAGEAU, H. KYLIN distingue les cinq séries suivantes parmi les Phéophycées : *Phaeosporées*, *Tiloptéridales*, *Dictyotales*, *Laminariales* et *Fucales*; classement dont s'inspire OLTMANN (1922), en adoptant les sept groupes suivants qu'il établit sur le même rang : *Ectocarpales*, *Sphacélariales*, *Cutlériales*, *Laminariales*, *Tiloptéridales*, *Dictyotales*, *Fucales*.

Les travaux de SAUVAGEAU cependant, en montrant l'existence d'une alternance des générations chez le *Dictyosiphon* et chez les *Sporochnales*, doivent conduire à la création de nouveaux groupes. SETCHELL et GARDNER (1925), adoptant pour les Algues brunes le nom de *Mélanophycées*, distinguent les trois séries des *Phéosporées*, *Aplanosporées* et *Cyclosporées*. Quant aux *Phéosporées*, les plus variées et les plus nombreuses, elles sont subdivisées en six ordres : *Sphacélariales*, *Ectocarpales*, *Dictyosiphonales*, *Desmarestiales*, *Chordariales*, *Laminariales*. Il faut évidemment ajouter à cette liste les *Cutlériales* et les *Sporochnales*.

La classification adoptée enfin tout récemment par G. HAMEL (1931) comporte pour les Algues brunes neuf ordres, dont sept correspondent aux *Phéosporées* de THURET. C'est d'un classement analogue que nous avons fait choix, mais nous conserverons la division en trois séries : *Phéosporées*, *Aplanosporées*, *Cyclosporées*.

## I. — PHÉOSPORÉES

Les *Phéosporées* sont caractérisées par leur reproduction au moyen de zoospores brunes à deux cils inégaux. Elles peuvent être divisées en *Ectocarpales*, *Sphacélariales*, *Cutlériales*, *Laminariales*, *Dictyosiphonales*, *Desmarestiales*, *Arthrocladiales*, *Sporochnales*.

### 1. ECTOCARPALES

Les *Ectocarpales* comprennent un assez grand nombre de familles assez diverses dont on ne connaît pas, la plupart du temps, le cycle de développement total ; la difficulté des cultures empêche de suivre, dans bien des cas, la destinée des corps reproducteurs.

Les types les plus caractéristiques vont nous être fournis par les *Ectocarpus* (fig. 222). Ce sont des Algues filamenteuses, ramifiées, formant des touffes plus ou moins volumineuses, fixées à leur base par un lacis de filaments rampants. Rarement, les filaments de la base s'enfoncent dans le substratum constitué par une autre Algue (*E. parasiticus*) et il peut arriver alors que le thalle presque tout entier soit formé de filaments endophytes : *Phycococcolis* (*Ectocarpus*) *aecidioides* Rosenv., *E. deformans* P. Dangeard (fig. 16 p. 28) et que seuls les organes reproducteurs et quelques poils simples émergent en dehors des tissus de l'hôte. Les *Ectocarpacées* de taille minuscule à \*

filaments rampants ou endophytes, ont souvent été rangées dans des genres spéciaux (*Phycocoelis*, *Streblonema*, *Phoeostroma*).

Les *Ectocarpus* se reproduisent par des sporanges, producteurs de zoospores, dont on a distingué depuis longtemps deux catégories principales :

les sporanges uniloculaires (fig. 227, d) et les sporanges pluriloculaires (fig. 222 z). Les premiers se forment comme des sacs, dont le contenu se divise en de nombreuses zoospores, entre lesquelles il ne s'établit pas de cloisons cellulodiques, de sorte que, près de la maturité, les zoospores des sporanges uniloculaires sont groupées suivant la pittoresque expression de SAUVAGEAU, « comme des noix dans un sac ». Les sporanges pluriloculaires subissent une évolution différente, car, très tôt, s'établissent des cloisons transversales qui, très souvent, sont croisées par d'autres cloisons longitudinales, de sorte que le sporange, à maturité, est divisé en un plus ou moins grand nombre de petites logettes (fig. 222, z) dans chacune desquelles, une zoospore est produite. La déhiscence des sporanges se produit ordinairement par la destruction partielle à un moment donné des membranes des logettes d'où s'échappent les zoospores. La persistance d'une partie au moins des cloisons permet d'ordinaire de distinguer facilement un sporange pluriloculaire vidé de son contenu, d'un sporange uniloculaire.

Les zoospores des *Ectocarpus* (fig. 221, a) se déplacent au moyen de deux cils inégaux et présentent la structure que nous avons décrite comme typique pour la série des Phéosporées.

Dans certains cas, relativement rares d'ailleurs, la copulation des zoospores fournies par les sporanges pluriloculaires a été observée. Aussi cette catégorie de sporanges doit-elle être considérée comme ayant, occasionnellement, la valeur de gamétanges. Le plus souvent, les zoospores nées de sporanges pluriloculaires germent directement sans fécondation, comme le font les zoospores de sporanges uniloculaires.

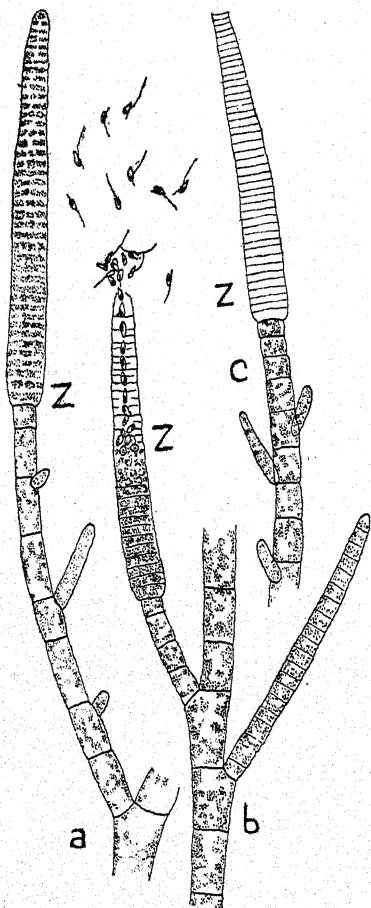


FIG. 222. — *Ectocarpus siliculosus* Lyngb.,  $\times 300$ , d'après THURET (1850) : a, b. Rameaux portant des sporanges pluriloculaires et sortie des zoospores. — c. Zoosporange vidé.

Le premier exemple certain d'une copulation chez les *Ectocarpus* a été fourni par BERTHOLD qui décrit à Naples tous les détails de la fécondation chez l'*Ectocarpus siliculosus* (1881) (fig. 223, a, b). Celle-ci fut revue ensuite par SAUVAGEAU, OLTMANN, KUCKUCK.

Les gamètes qui copulent entre eux ne diffèrent pas les uns des autres morphologiquement (*isogamie*), mais on observe que les uns se fixent très vite par leur cil antérieur qui se raccourcit ensuite sensiblement : ce sont les gamètes femelles. Bientôt, autour de ces dernières se rassemblent d'autres zoospores très nombreuses, les gamètes mâles (*gm*), qui se fixent au gamète femelle (*gf*) par leur cil le plus long. Puis, l'un des gamètes mâles se rappro-

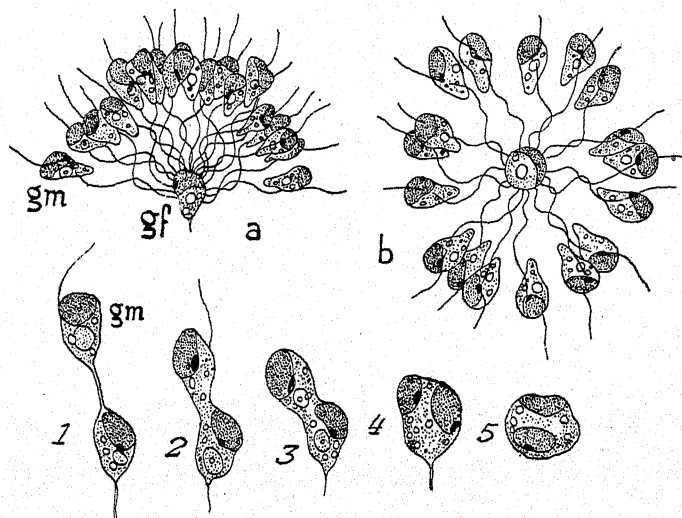


FIG. 223. — *Ectocarpus siliculosus* Lyngb. d'après BERTHOLD (1881) et OLTMANN (1899) : a., b. Essaim de gamètes mâles (*gm*) entourant le gamète femelle (*gf*) fixé. 1, 2, 3, 4, 5, stades successifs de la copulation.

che du gamète femelle et fusionne avec lui, tandis que les autres se dispersent. Les zygotes obtenues (5) germent aussitôt en donnant des plantules.

Déjà BERTHOLD avait noté que les gamètes femelles pouvaient germer directement sans fécondation ; quant aux gamètes mâles non employés, ils se détruisent d'ordinaire, ou bien, plus rarement, ils donnent aussi naissance à des plantules.

La copulation isogame de l'*E. siliculosus* a été observée, non seulement à Naples (BERTHOLD, OLTMANN), mais à Guéthary (SAUVAGEAU, 1896) et à Helgoland (KUCKUCK, 1912) ; dans tous les cas, une partie importante des gamètes se développe sans fécondation. Sur les côtes de Suède, KYLIN (1918) observe seulement le développement parthénogénétique des gamètes (Pour la sexualité relative de l'*Ectocarpus siliculosus* voir p. 412).

La reproduction sexuée est connue encore chez quelques autres Ectocarpales telles que *Scytosiphon Lomentaria*, *Phyllitis zosterifolia*, *Asperococcus bullosus* (fig. 224, b, c).

Chez plusieurs Ectocarpales, d'autre part, la reproduction sexuée a lieu suivant le mode hétérogame, comme l'a démontré SAUVAGEAU (1896-1897), par exemple chez l'*Ectocarpus secundus* (fig. 225), encore appelé *Giffordia secunda*. Il existe, sur la même plante, deux sortes de sporanges pluriloculaires, dont les uns donnent un petit nombre de grosses zoospores bien pourvues de chromatophores et les autres des zoospores très petites avec chromatophore réduit. Les grosses zoospores (gamètes femelles) (d) se

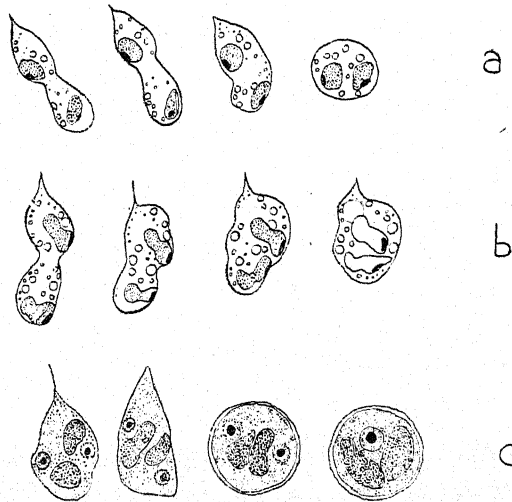


FIG. 224. — Fécondation, fusion de gamètes : a. *Ectocarpus siliculosus*. — b. *Stictyosiphon tortilis* d'après KUCKUK (1912). — c. *Asperococcus bullosus* d'après KYLIN (1918).

fixent et sont fécondées par les petites zoospores (gamètes mâles) (e, f, g). L'*E. Padinae* possède aussi des sporanges pluriloculaires à très petites logettes qui sont des anthéridies, mais il existe en outre deux autres sortes de sporanges pluriloculaires : les uns à petites logettes (*meiosporanges*), les autres à grandes logettes (*mégasporanges*).

Le cycle évolutif de beaucoup d'Ectocarpales ne peut être encore que soupçonné. Cependant l'observation récente de la réduction chromatique au cours de la division des sporanges uniloculaires chez le *Pylaiella littoralis* (fig. 226) permet de croire à l'alternance chez cette Algue d'un sporophyte et d'un gamétophyte, morphologiquement semblables, mais différant entre eux par le nombre des chromosomes (Miss KNIGHT, 1923). La conclusion du cycle complet peut être retardée indéfiniment par la succession prolongée d'individus diploïdes ou haploïdes. Il en est de même chez des *Ectocarpus*, comme l'*E. siliculosus* (KNIGHT, 1929), chez lesquels la réduction chroma-

tique a été observée également dans les cellules-mères des sporanges uniloculaires (fig. 227).

La connaissance des faits cytologiques pourrait faire supposer qu'il existe, chez les Ectocarpacées, une alternance régulière entre des haplontes et des diplontes. Cependant, une alternance de ce genre est certainement

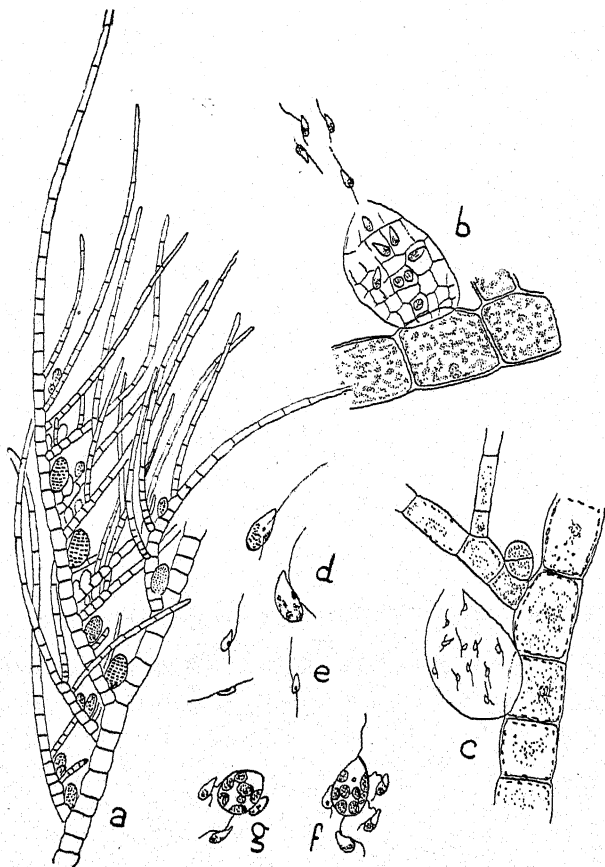


FIG. 225. — *Giffordia secunda* Kütz.: a. Fragment du thalle dressé,  $\times 68$ . — b. Déhiscence d'un oogone,  $\times 225$ . — c. Déhiscence d'une anthéridie,  $\times 225$ . — d., e. Gamètes femelles et gamètes mâles,  $\times 450$ , d'après BORNET (1891). — f., g. Copulation hétérogamète, d'après SAUVAGEAU (1896).

très rare pour diverses raisons. C'est ainsi que beaucoup d'*Ectocarpus* pourvus de sporanges pluriloculaires se reproduisent cependant sans fécondation, par exemple l'*E. tomentosus* et c'est même un cas assez fréquent, comme nous l'avons vu plus haut, chez l'*E. siliculosus*. Il s'agit assez souvent, dans les exemples de cette nature, de développement parthénogénétique : la fécondation n'ayant pas lieu, il n'y a pas formation d'individus

diploïdes à sporanges uniloculaires. Il peut arriver aussi que les sporanges pluriloculaires soient portés par des plantes diploïdes (*E. siliculosus* des côtes d'Angleterre), qui se propagent les uns à partir des autres sans fécondation. Les zoospores produites sont diploïdes et n'ont pas le caractère de gamètes. Le cas le plus général, peut-on dire, est celui où les sporanges pluriloculaires fournissent des zoospores à développement direct n'ayant aucunement le caractère sexué.

On sait que les conditions géographiques entraînent chez une même espèce des variations importantes dans la sexualité et le mode de développement : c'est ce qui résulte des recherches anciennes sur l'*E. siliculosus* et surtout des études récentes de Miss KNIGHT sur cette même espèce. Celles-ci tendent à prouver qu'il existerait un cycle évolutif très différent à Naples et sur les côtes anglaises. En Angleterre les « zoïdes » d'*E. siliculosus*, prove-

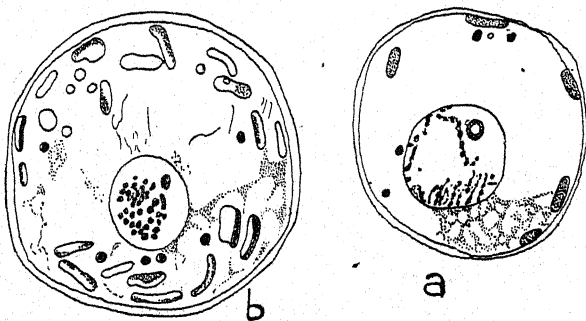


FIG. 226. — *Pylaiella littoralis* d'après Miss KNIGHT (1923). Première mitose du noyau dans la cellule-mère d'un sporange uniloculaire : a. Stade synaptonémique,  $\times 1.800$ . — b. Stade post-synaptonémique,  $\times 1.800$ .

nant de sporanges pluriloculaires, germent directement en une nouvelle plante et cela est invariable. Les sporanges uniloculaires sont moins fréquents ; on les trouve sur des plantes jeunes, ou bien à la fin du développement, en automne. La méiose se produit dans les cellules-mères des sporanges uniloculaires et le nombre des chromosomes des « zoïdes » originaires de ces sporanges est de 8. Il se produit des fusions de ces « zoïdes » qui ont donc une nature sexuée et les sporanges uniloculaires qui les produisent sont donc des gamétanges. Le nombre des chromosomes des sporanges pluriloculaires et des « zoïdes » qu'ils produisent est au contraire de 16. L'Algue d'Angleterre est donc normalement diploïde et des générations diploïdes nombreuses se succèdent par les zoospores de sporanges pluriloculaires ; alternativement, il y a formation, par les sporanges uniloculaires, de gamètes qui fusionnent entre eux et rétablissent la génération diploïde.

En Méditerranée le cycle est très différent. Les « zoïdes » de sporanges pluriloculaires sont des gamètes et ils copulent entre eux. Le nombre des chromosomes de ces zoïdes, des sporanges et des plantes qui les produisent, est de 8. Il y a absence, ou très grande rareté de sporanges uniloculaires.

Ajoutons qu'il serait désirable de voir confirmer ces données nouvelles dues à Miss KNIGHT sur le cycle évolutif de l'*E. siliculosus*, en particulier en ce qui concerne le rôle de gamètes joué par les « zoides » des sporanges uniloculaires sur les côtes de l'Angleterre.

Il est assez fréquent qu'une seule sorte de spores soit connue :

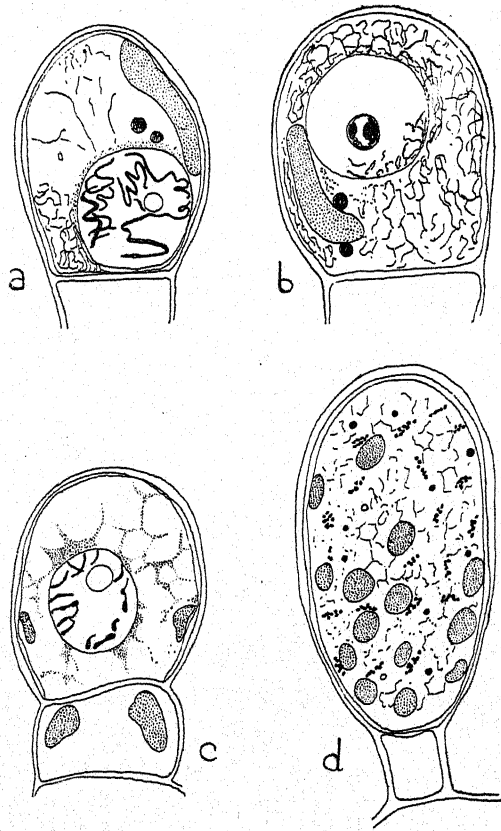


FIG. 227. — *Ectocarpus siliculosus* d'après Miss KNIGHT (1929) :  
 a. Cellule mère d'un sporange uniloculaire, avec son noyau au stade de spirème,  $\times 1.600$ . — b. Synapsis,  $\times 1.300$ . — c. Début du retournement synaptique du spirème,  $\times 1.600$ . — d. Divisions simultanées des noyaux dans un sporange uniloculaire à un stade plus avancé,  $\times 1.420$ .

Chez le *Scytosiphon Lomentaria*, les sporanges pluriloculaires sont les seuls connus. Ces derniers donnent parfois des gamètes qui copulent entre eux (BERTHOLD, KUCKUCK), mais, le plus souvent, le développement a lieu sans fécondation. Il en est de même chez le *Phyllitis zosterifolia*. La grande rareté des zygotes permet de comprendre pourquoi les individus porteurs de sporanges uniloculaires, qui dérivent vraisemblablement des zygotes, n'ont pas encore été rencontrés.

Un fait plus difficile à expliquer consiste dans la présence simultanée, chez certaines Ectocarpacées, de sporanges pluriloculaires et de sporanges uniloculaires sur les mêmes individus. Chez l'*Asperococcus bullosus*, il y aurait, d'après KYLIN (1918), des individus haploïdes porteurs des deux sortes de sporanges et il est nécessaire de supposer que, dans ce cas, la réduction chromatique ne se produit pas dans les sporanges uniloculaires. L'*Ectocarpus siliculosus* possède également parfois les deux sortes de sporanges

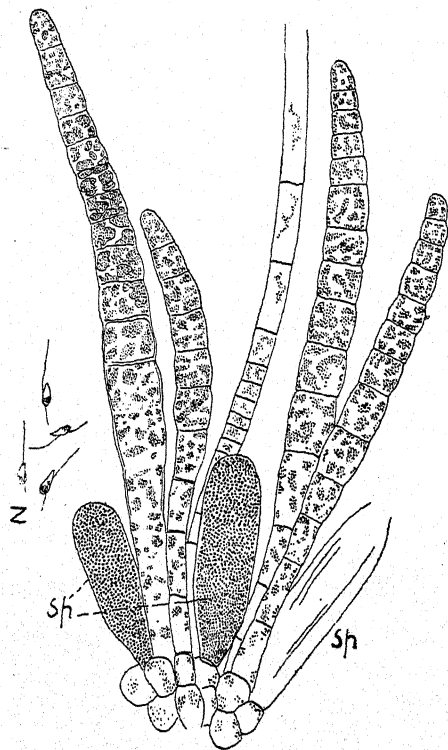


FIG. 228. — *Elachista pulvinata* Kützling,  $\times 300$ , d'après THURET (1850) : (sh) sporanges uniloculaires (à droite enveloppe vide), (z) zoospores libres.

côte à côte, mais ceux-ci peuvent être portés par des plantes diploïdes : cela résulte en effet des observations de BERTHOLD qui a obtenu, à partir des zygotes, des plantules pourvues de sporanges des deux sortes. Il s'agit donc du cas inverse du précédent. Comme nous l'avons dit plus haut, les *E. siliculosus* des côtes anglaises sont à la fois diploïdes et pourvus de sporanges pluriloculaires. On s'explique que ces sporanges ne produisent pas de gamètes, lorsqu'ils sont ainsi portés par des individus diploïdes. Dans le même ordre de faits, Miss KNIGHT (1923) a montré que la plupart des sporanges pluriloculaires de *Pylaiella littoralis* produisaient des zoospores et non des gamètes. Ces zoospores, comme les plantes qui les fournissent, sont diploïdes et elles germent en donnant une nouvelle génération de plantes diploïdes. On assiste à une

confirmation des idées de BORNET et de SAUVAGEAU qui ont toujours refusé d'appeler « gamétanges », sans distinction, les sporanges pluriloculaires. La vérité est qu'il faut se méfier des généralisations hâtives dans un domaine encore à peine exploré.

L'alternance des générations chez les Ectocarpales se complique d'ailleurs par l'intercalation, dans le cycle de certaines d'entre elles, de petites plantules très fertiles qui peuvent se multiplier les unes à partir des autres et dont il peut se succéder plusieurs générations dans l'espace d'une saison. SAUVAGEAU, qui les a mis en évidence chez plusieurs espèces (1929), nomme

le tronçon de la plante correspondant, *adélophycée* (de *adēlos*, caché) ; il perpétue la plante durant une certaine période, alors que l'Algue normale, ou *délophycée* (de *dēlos* apparent), n'est pas visible dans la nature et semble avoir totalement disparu.

C'est ce qui se produit chez l'*Ectocarpus tomentosus* (fig. 229), où l'on peut

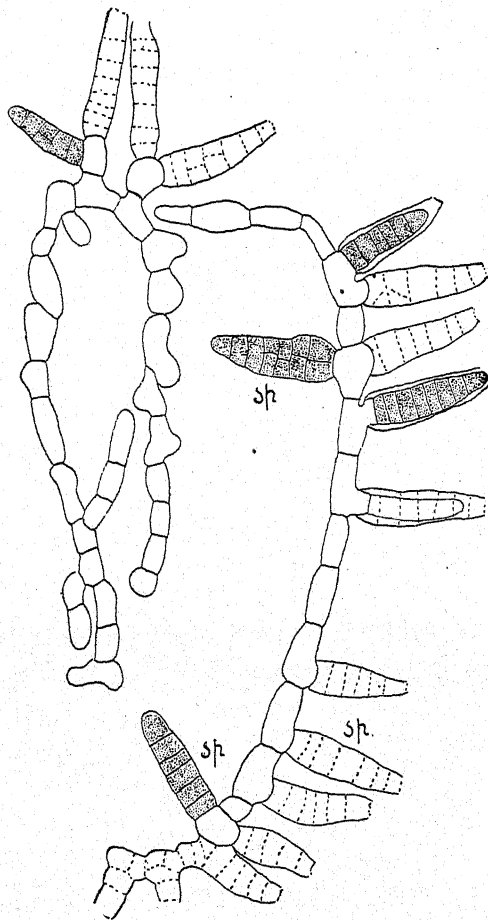


FIG. 229. — *Ectocarpus tomentosus* Lyngbie. Pléthysmothalles porteurs de sporanges pluriloculaires (sp),  $\times 450$ , d'après SAUVAGEAU (1928).

suivre quatre générations successives de plantules adélophycées, se reproduisant par des sporanges pluriloculaires. La reproduction sexuée n'intervient nullement dans ces phénomènes d'alternance, qui n'ont évidemment pas de rapport avec l'alternance classique des générations entre sporophyte et gamétophyte. Cette dernière peut avoir disparu et une nouvelle forme d'alternance, sans relation avec les phases nucléaires, lui a succédé. SAUVAGEAU a donné le nom de *pléthysmothalles* (de *plēthusmos*, augmentation)

à ces plantules très fertiles, qui se distinguent à la fois des protonémas et des prothalles (fig. 230 A, B).

Les pléthysmothalles se reproduisent surtout par des sporanges pluriloculaires. Cependant les pléthysmothalles du *Litosiphon pusillus* et du *Myriotrichia repens* ont fourni à SAUVAGEAU des sporanges uniloculaires (1929-1931).

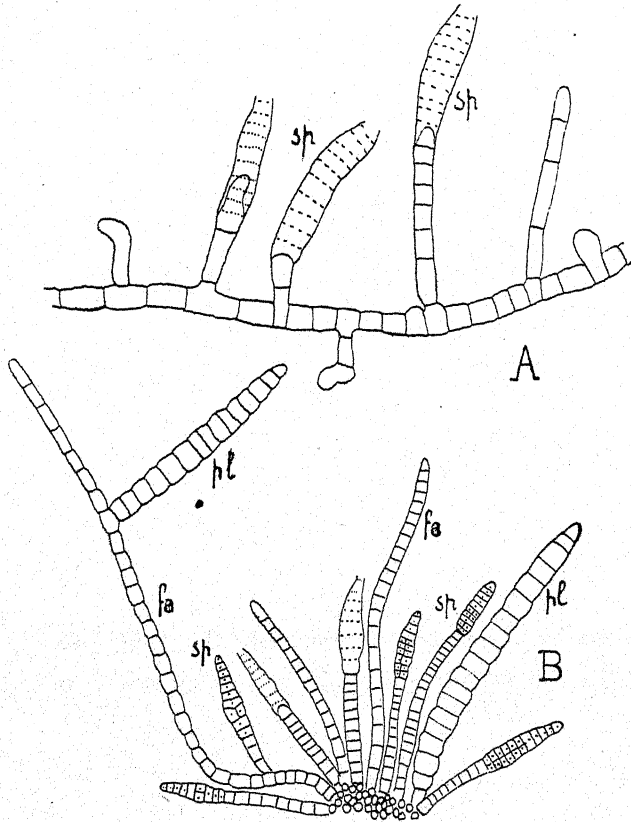


FIG. 230. — Pléthysmothalles de Phéosporées d'après SAUVAGEAU (1929) : A. *Asperococcus echinatus*,  $\times 250$  : (sp) sporanges pluriloculaires vidés. — B. *Asperococcus bullosus*,  $\times 160$  : (sp) sporanges pluriloculaires ; (fa) filaments assimilateurs ; (pl) jeunes plantules.

Il existe d'ailleurs des cas assez nombreux où la germination des zoospores donne naissance à un protonéma, c'est-à-dire à un thalle qui propage la plante par de simples bourgeonnements végétatifs (*Colpomenia sinuosa* (fig. 231 a, b, c), *Phyllitis debilis*, *Stictyosiphon Corbierei*). Il faut ajouter que l'existence de prothalles est assez vraisemblable chez quelques-unes des Phéosporées rattachées encore à l'heure actuelle aux Ectocarpales, par exemple chez les *Chordaria* (SAUVAGEAU).

Les phénomènes de reproduction chez les Phéosporées apparaissent donc

comme très complexes, encore à l'heure actuelle et les faits d'hétéroblastie, c'est-à-dire de développement différent pour des spores semblables (fig. 233)

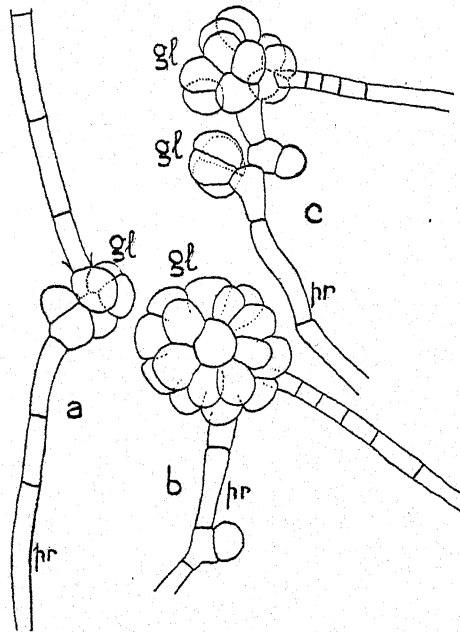


FIG. 231. — *Colpomenia sinuosa* : a., b., c. Plantules représentées ici par des glomérules (gl) prenant naissance sur un protonéma (pr.),  $\times 450$ , d'après SAUVAGEAU (1927).

(SAUVAGEAU), ainsi que les cas de polymorphisme des organes reproducteurs (*Ectocarpus virescens*, *E. Padinae*, *Giraudya sphacelarioides*) viennent encore accroître les difficultés d'interprétation de ces Algues.

#### CLASSIFICATION ET PRINCIPAUX TYPES.

HAMEL (1931) divise les Ectocarpales, d'après THURET, KJELLMAN, KUCKUCK et OLTMANNS, en Haplostichales et Polystichales. Les premières sont du type filamenteux simple, ou composé, par soudure de filaments entre eux, tandis que les secondes ont des thalles plus ou moins épais, se cloisonnant dans le sens longitudinal et ne laissant plus reconnaître la structure filamenteuse.

Les Ectocarpales haplostichales comprennent les familles suivantes :

- I. Ectocarpacées (*Ectocarpus*, *Pylaiella*).
- II. Acinétosporacées (*Acinetospora*).
- III. Myrionémacées (*Myrionema*, *Ascocyclus*).
- IV. Elachistacées (*Elachista*) (fig. 228).
- V. Corynophléacées (*Corynophlæa*, *Leathesia*, *Strepsithalia*, *Cylindrocarpus*).

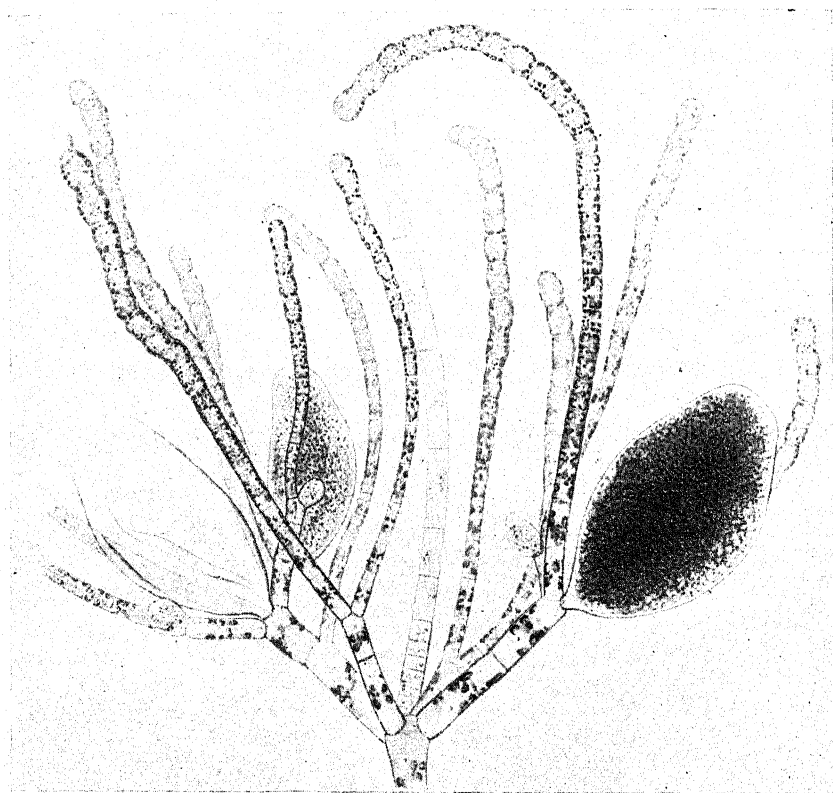


FIG. 232. — *Castagnea virescens* Carm. ; sporanges uniloculaires, à divers états du développement, fixés sur la base des filaments assimilateurs périphériques,  $\times 330$ , d'après THURET (1850).

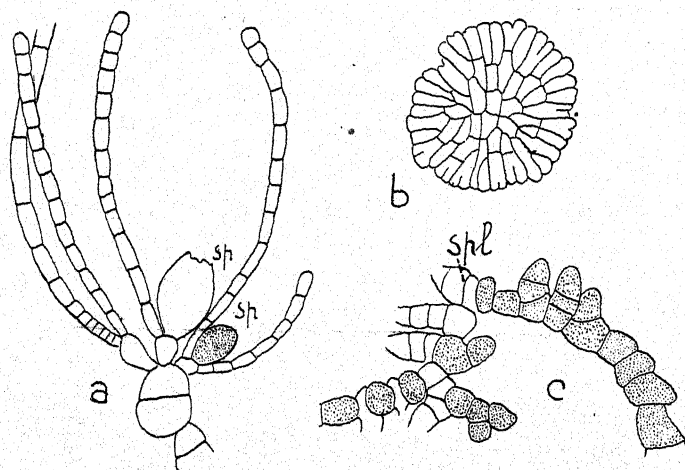


FIG. 233. — *Castagnea Zosteræ* d'après SAUVAGEAU (1927) a. Filaments assimilateurs et sporanges uniloculaires (*sp*),  $\times 215$ . — b. Pléthysmothalle à forme de *Myrionema* (jeune),  $\times 450$ . — c. Pléthysmothalle à forme d'*Eclocarpus* porteur de sporanges pluriloculaires (*spl*),  $\times 450$ .

VI. Chordariacées (*Chordaria*, *Castagnea* (fig. 232), *Mesoglossa*).

VII. Spermatochneacées (*Spermatochneus*).

Les Ectocarpales polystichales peuvent être ainsi divisées :

I. Punctariacées (*Punctaria*).

II. Scytosiphonacées (*Phyllitis*, *Scytosiphon*, *Colpomenia*, *Stictyosiphon*).

III. Asperococcacées (*Myriotrichia*, *Asperococcus*).

## 2. SPHACÉLARIALES

Les Sphacélariales forment un groupe de Phéophycées bien délimité

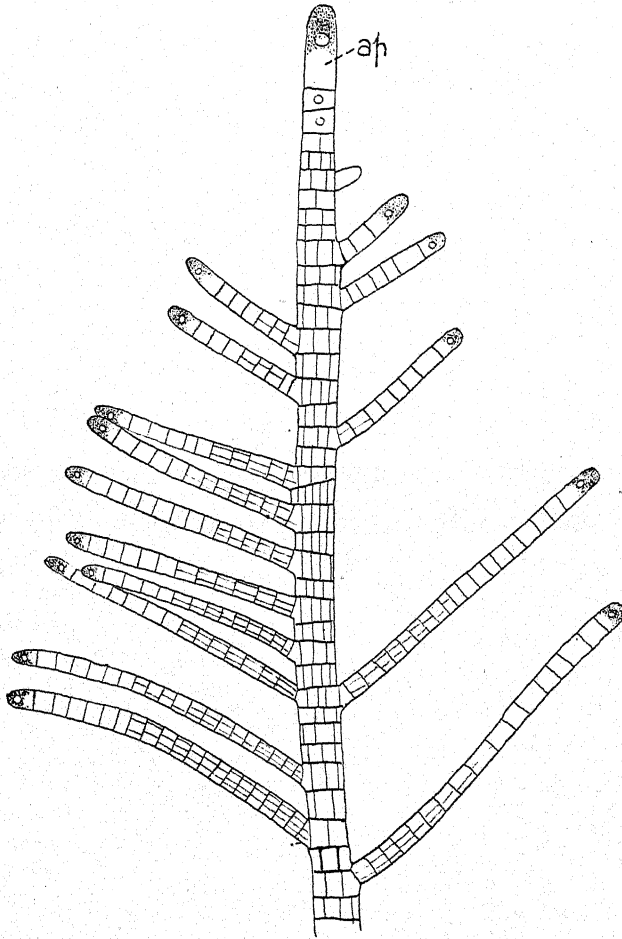


FIG. 234. — Extrémité d'une branche de *Sphacelaria plumula*,  $\times 120$ .  
Original : (ap) cellule apicale ou sphacèle.

dont certains représentants rappellent beaucoup par leur port les *Ectocarpus*. Ces Algues se reconnaissent très facilement à la présence, au sommet

des tiges principales et des rameaux, de grosses cellules (sphacèles) colorées fortement en brun (fig. 234, *ap*) ; cette coloration est due à l'accumulation de substances, groupées en gouttelettes dans le plasma et aussi à l'abondance particulière des phéoplastes.

Le mode d'accroissement des Sphacélariales a été décrit par GEYLER

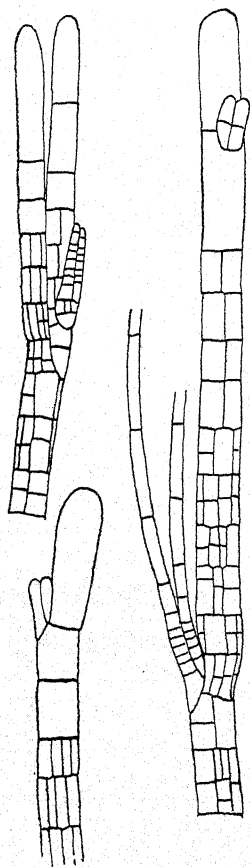


FIG. 235. — *Sphacelaria radicans* Harvey. Sommits de filaments pilifères d'après SAUVAGEAU (1909).

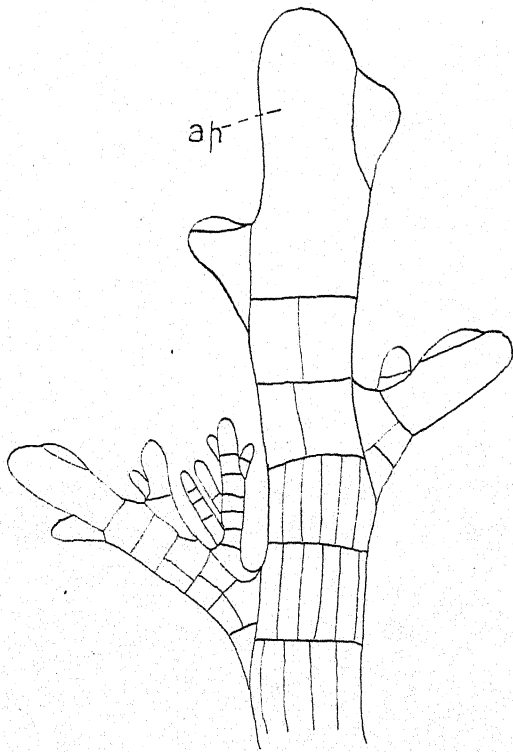


FIG. 236. — *Halopteris filicina*. Sommet d'un rameau,  $\times 120$ . Original : (*ap*) cellule apicale.

(1866), MAGNUS (1873), PRINGSHEIM, REINKE, SAUVAGEAU (1900-1904).

Les cellules terminales des Sphacélariales sont le siège d'une croissance et d'un cloisonnement actifs et les segments qui en dérivent subissent des divisions longitudinales, de façon à donner un axe polysiphonié. Chez les *Sphacelaria* (fig. 234), les rameaux prennent naissance, à une certaine distance de la cellule apicale, aux dépens de ces segments dont l'une des cel-

lules produit une protubérance devenant le sphacèle du rameau. Chez d'autres formes (*Halopteris*) (fig. 236), (*Stypocaulon*), les rameaux prennent naissance d'une manière bien plus précoce, qui s'indique déjà dans la cellule apicale par une cloison courbe délimitant l'initiale du rameau. Le même mode de division se répétant pour les rameaux, il en résulte la formation de plusieurs ordres de branches. La morphologie et le développement de la structure chez les Sphacélariales ont fait l'objet des recherches classiques de SAUVAGEAU (1904).

Les *Cladostephus* présentent le type le plus différencié du thalle : les tiges et branches principales prennent une certaine épaisseur et peuvent offrir une structure très complexe.

La reproduction chez les Sphacélariales ne semble pas différer sensiblement de celle des Ectocarpales : deux sortes de sporanges sont aussi connus (fig. 238 a, b, c, f) et l'on a des raisons de penser que les sporanges pluriloculaires représentent des gamétanges. D'ailleurs, la copulation de gamètes provenant de sporanges pluriloculaires vient d'être décrite par SCHREIBER (1931) dans des conditions analogues à celles que l'on connaît chez l'*Ectocarpus siliculosus*. L'observation a été faite chez le *Cladostephus spongiosus* d'Helgoland (fig. 237, 1, 2, 3, 4) : un gamète femelle est entouré par un essaim de gamètes mâles dont l'un opère la fusion. D'autre part, la réduction chromatique a été décrite tout récemment par HIGGINS (1931) dans les sporanges uniloculaires de *Stypocaulon scoparium*. Les Sphacélariales présentent donc, suivant toute probabilité, une alternance des générations comparable à celle des *Ectocarpus*.

Les sporanges pluriloculaires existent parfois sous deux états, comme chez les *Ectocarpus* hétérogames et, par analogie, les sporanges à petites logettes sont désignés sous le nom de gamétanges mâles, ceux à plus grandes logettes étant assimilés à des gamétanges femelles (fig. 238, f).

SAUVAGEAU (1898) a montré que le *Sphacelaria Hystrix*, qui croît à Guéthary, possède deux sortes d'organes pluriloculaires, de même forme et de mêmes dimensions, mais différents par la couleur, le contenu et la taille des logettes. Les anthéridies sont rouge-orangé, comme celles des Fucacées, des Cutlériacées et des *Ectoc. secundus* et *Lebelii* et les anthérozoïdes, également de même forme et de même structure. SAUVAGEAU n'a vu ni copulation, ni zoospore fixée à 2 points rouges. En 1899, il mentionne la pré-

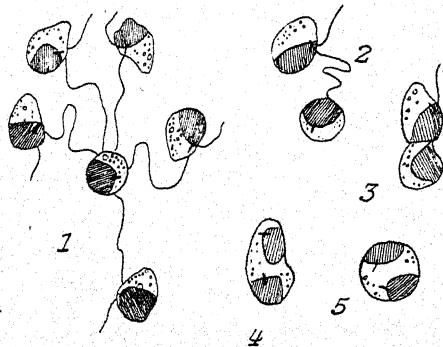


FIG. 237. — *Cladostephus spongiosus* : 1. Gamètes ♂ entourant un gamète femelle immobilisé. — 2, 3, 4, 5. Stades successifs de la fécondation ; d'après SCHREIBER (1931).

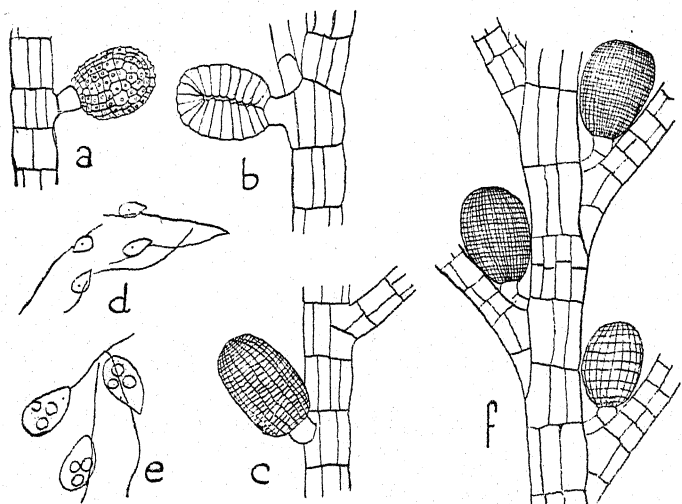


FIG. 238. — *a., b., c., d., e. Sphacelaria Hystrix* : (*a*) sporange pluriloculaire à grandes logettes ; (*b*) le même en coupe optique ; (*c*) sporange pluriloculaire à petites logettes ; (*d, e*) zoospores provenant de ces deux sortes de sporanges. — *f. Halopterts filicina* avec des sporanges pluriloculaires de deux sortes ; d'après SAUVAGEAU.

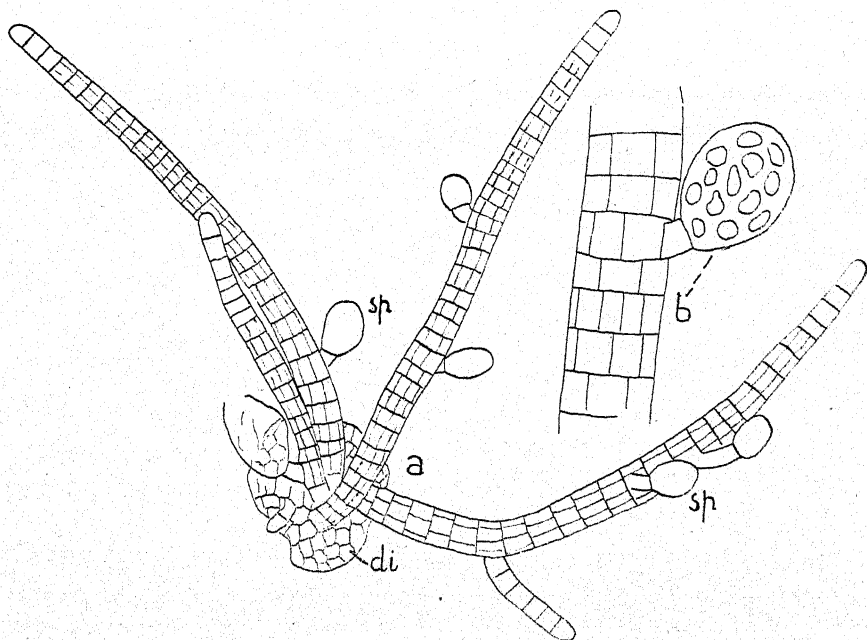


FIG. 239. — *a. Sphacelaria* à base discoïde (*di*) portant des sporanges uniloculaires (*sp*),  $\times 120$ . — *b. Sporangium uniloculaire*,  $\times 600$ . Original.

sence simultanée d'anthéridies et de sporanges pluriloculaires chez l'*Halopteris filicina*.

La reproduction par sporange n'est pas la seule qui joue un rôle chez les Sphacélariées et la présence de *propagules* a été notée, chez plusieurs *Sphacelaria*. Ces propagules correspondent à des sortes de rameaux courts d'une forme particulière qui peuvent se détacher et reproduire l'espèce par voie végétative.

Des cultures à partir de zoospores des sporanges pluriloculaires ont été poursuivies récemment par SAUVAGEAU (1931). Le résultat obtenu est le développement d'un protonéma (*Halopteris filicina*) et non d'un pléthysmothalle (fig. 380). Sur le protonéma se développent des pousses dressées nombreuses qui sont l'origine de nouvelles plantes.

### 3. CUTLÉRIALES

Cet ordre se distingue par une alternance plus ou moins régulière entre sporophytes et gamétophytes morphologiquement semblables, comme chez les *Zanardinia*, ou très différents, comme chez les *Cutleria*.

Le *Zanardina collaris* Crouan est une Algue fréquente en Méditerranée, rare dans l'Atlantique, dont le thalle est en forme de disque irrégulier, de consistance ferme et de couleur olivâtre, fixé par un pédicule très court. Ce thalle est frangé sur son bord et il est vivace, de telle sorte qu'une nouvelle végétation se produit au printemps, donnant de nouveaux disques aux dépens des thalles anciens de l'année précédente. C'est ce qui résulte en particulier des recherches de REINKE à Naples.

Les organes sexués des *Zanardinia* sont des oogones et des anthéridies qui se forment côte à côte sur les mêmes individus et prennent naissance sur des poils différenciés et plus ou moins ramifiés. Ces gamétanges de deux sortes ne diffèrent pas sensiblement de ceux que nous avons décrits chez les Ectocarpales hétérogames. Les oogones mettent en liberté des gamètes femelles de grande taille à deux cils inégaux qui sont fécondés par des anthérozoides de même forme, mais très petits et peu colorés.

Les travaux cytologiques de YAMANOUCI ont montré que les *Zanardinia* sexués ont seulement 22 chromosomes dans leurs noyaux. Les plantes asexuées, qui ont la même apparence que les plantes sexuées et proviennent de la germination des zygotes, possèdent un nombre double de chromosomes, c'est-à-dire 44. Elles portent des zoosporanges dont les premières divisions sont réductrices et qui donnent de grosses zoospores à deux cils inégaux. La germination de ces dernières produit un individu haploïde.

Les *Cutleria* comprennent plusieurs espèces telles que les *C. multifida*, *C. adspersa*, *C. monoica*.

La plus répandue de ces espèces, le *C. multifida* de l'Atlantique et de la Méditerranée, se compose d'une base fixée au substratum, d'où s'élèvent des branches ramifiées, se divisant en portions de plus en plus étroites et qui se terminent par des extrémités multifides. Les organes sexués mâles et

femelles sont portés par des pieds séparés. Les oogones et les anthéridies sont des gamétanges pluriloculaires, fixés sur des poils (fig. 240 et 241, *a, b*), eux-mêmes groupés en bouquets dispersés à la surface des thalles, où ils apparaissent comme des taches visibles à l'œil nu. La forme et la disposition de ces gamétanges rappellent beaucoup ceux des *Zanardinia*.

Les oogones (fig. 240, *oog*) donnent naissance à un petit nombre de gros gamètes femelles contenant des chromatophores nombreux, un stigma et deux cils inégaux dirigés en sens inverse. Leur vie libre est fort courte :

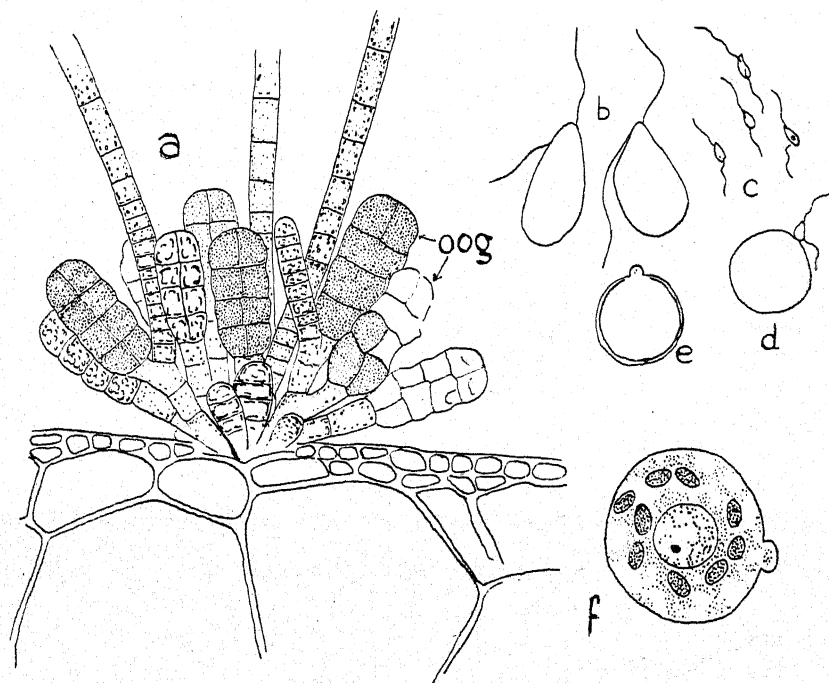


FIG. 240. — *Cutleria multifida* : *a.* coupe d'un sore femelle,  $\times 300$  : (*oog*) oogones d'après THURET et BORNET (1878). — *b.* gamète femelle. — *c.* gamète mâle. — *d., e.* Deux stades de la copulation,  $\times 870$ . — *f.* Copulation d'après YAMANOUCI ; à droite le gamète mâle fusionné avec l'oosphère.

rapidement ils se fixent, perdent leurs cils et sont fécondés par les anthérozoïdes (fig. 240 *c, d*), comme REINKE (1878) l'a observé à Naples et comme l'ont décrit également KUCKUCK et YAMANOUCI (fig. 240 *f*).

L'alternance des générations chez les *Cutleria* a été découverte à Naples par FALKENBERG (1879) qui a montré que les zygotes du *C. multifida* produisaient en germant une plante très différente d'un *Cutleria* que l'on croyait auparavant être une Algue autonome et que l'on connaissait jusque-là sous le nom d'*Aglaozonia parvula* (fig. 242, *a*) (synonyme d'*A. reptans* Crouan). L'*Aglaozonia* adulte se reproduit par des sporanges (fig. 242, *sp*) pro-

ducteurs de grosses zoospores asexuées (*d*), dont la germination peut être l'origine d'un nouveau *Cutleria*.

SAUVAGEAU a montré (1889) que le *Cutleria adspersa* avait pour sporophyte l'*Aglaozonias melanoidea* et OLLIVIER (1927) a découvert le *Cutleria monoica*, gamétophyte de l'*Aglaozonias chilosa*.

Il est donc bien établi que les divers *Aglaozonias* sont les sporophytes des espèces connues de *Cutleria*. Le nom d'*Aglaozonias* doit être rayé de la no-

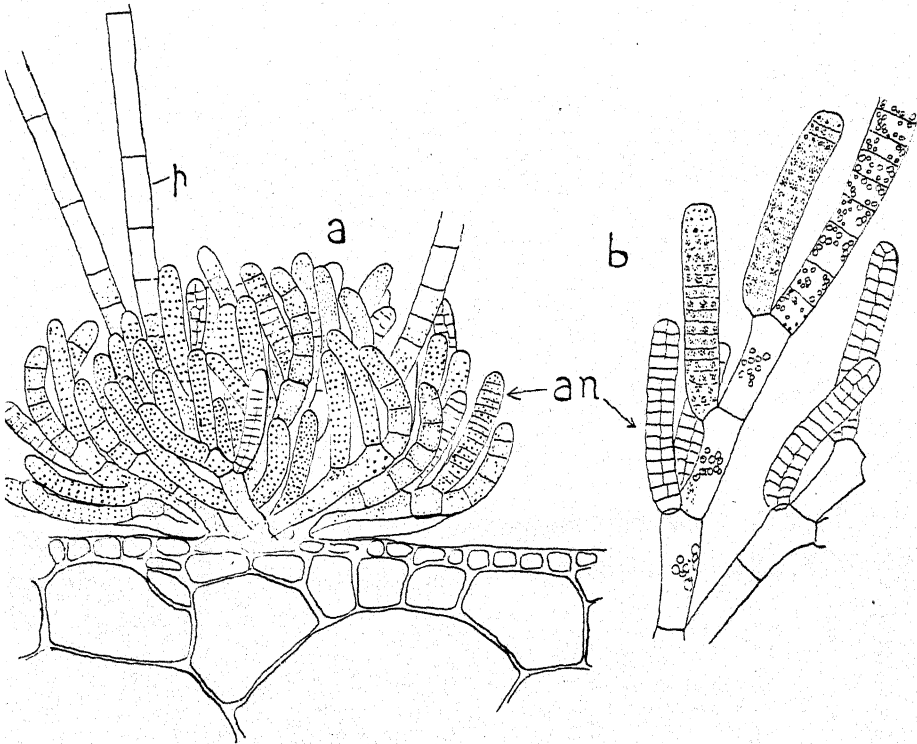


FIG. 241. — *Cutleria multifida* d'après THURET (1878) : a. Groupe de poils ramifiés portant des anthéridies (*an*),  $\times 300$  ; (*p*) poils stériles. — b. Poil fertile plus gros portant des anthéridies (*an*) pleines ou vidées de leurs anthérozoïdes,  $\times 450$ .

menclature et il ne peut être conservé que pour désigner un état de développement (stade sporophytique).

L'alternance régulière entre *Cutleria* et *Aglaozonias* paraît exister à Naples, où les deux tronçons du cycle évolutif sont connus également par des individus nombreux (*C. multifida*). Il n'en est pas de même partout et l'on remarque, pour le *C. multifida*, que la forme *Aglaozonias* devient prépondérante à mesure que l'on s'avance vers le Nord et, à la limite de son extension septentrionale, l'*Aglaozonias* est seul représenté. Il a été démontré d'ailleurs que les zoospores d'*Aglaozonias* pouvaient redonner des *Aglao-*

zonia (KUCKUCK, 1899 pour le *C. multifida*) et SAUVAGEAU a obtenu à Banyuls quelques *Aglaozonia* à partir des zoospores (chez le *C. adspersa*). Il est donc possible que, dans certaines circonstances naturelles, il y ait succession de générations nombreuses d'*Aglaozonia*, avec retour rare ou très rare à la forme *Cutleria*.

Là où il existe des *Cutleria*, il peut y avoir développement de plantules parthénogénétiques, lesquelles évoluent à nouveau en *Cutleria* (SAUVA-

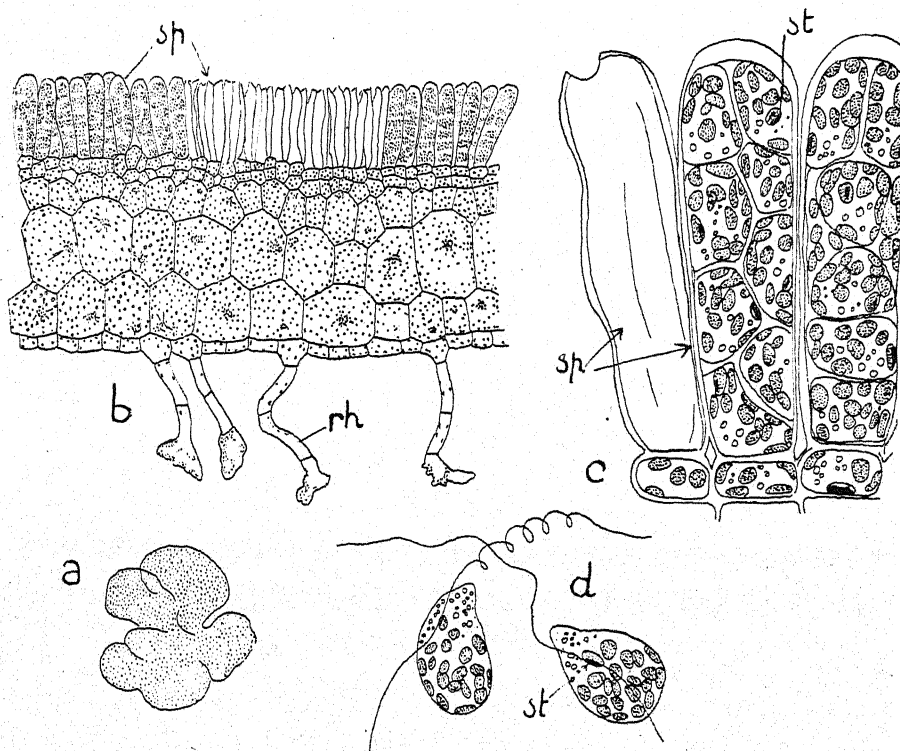


FIG. 242.— *Aglaozonia reptans* CroUAN d'après KÜCKUCK (1899): a. Thalle jeune entier,  $\times 11$ . — b. Coupe transversale d'un thalle,  $\times 180$ : (rh) rhizoïdes; (sp) sporanges dont certains sont ouverts et vidés de leurs zoospores. — c. Sporangies grossis, mûrs ou vidés de leur contenu,  $\times 800$ . — d. Zoospores libres,  $\times 1.080$ ; (st) stigma.

GEAU, 1908, pour le *C. adspersa*), mais parfois aussi donnent naissance à des *Aglaozonia* (SAUVAGEAU, pour le *C. adspersa*), (YAMANOUCHI, pour le *C. multifida*). Les *Aglaozonia* obtenus sont haploïdes, et il est intéressant de noter que la forme *Aglaozonia* n'est pas liée absolument au nombre diploïde de chromosomes.

Il n'avait pas été possible, jusqu'ici, de suivre dans les cultures plus de deux générations. Dernièrement SAUVAGEAU (1931<sup>1</sup>) a obtenu, à partir d'*Aglaozonia*, provenant elles-mêmes d'oosphères parthénogénétiques de

*Cutleria monoica*, à nouveau des *Cutleria*. Il y a, dans ce cas, développement sans fécondation et l'alternance des générations est conservée, sans qu'il y ait d'alternance des phases nucléaires. D'autre part la culture des zoospores d'*Agl. chilosa* a fourni dernièrement à SAUVAGEAU (1931<sup>2</sup>) uniquement des filaments de *Cutleria*. Après plusieurs mois, ces plantules de *Cutleria* ont produit des disques d'*Aglaozonia* lesquels, provenant d'une simple prolifération, doivent être haploïdes comme les *Cutleria*. Les dernières recherches de SAUVAGEAU montrent donc qu'il est possible d'obtenir des *Aglaozonia* haploïdes par deux procédés différents.

## BIBLIOGRAPHIE

- BERTHOLD (C.). — Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen (*Mitteil. aus der Zool. Stat. zu Neapel.*, Bd. 2, p. 401-403, pl. XVII, Leipzig, 1881).
- BONNET (J.). — Reproduction sexuée et alternance des générations chez les Algues (*Progressus rei botanicae*, V, 1, 1914).
- CHADEFAUD (M.). — Contribution à l'étude de quelques éléments morphologiques des cellules chez les Algues de mer (*Le Botaniste*, XVIII, p. 155, 1927).
- CRATO (E.). — Die Physoden, ein Organ des Zellenleibes (*Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, X, 1892).
- DAMMANN (H.). — Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an Helgoländer Meeresalgen (*Wissensch. Meeresuntersuch. N. F.*, Bd. 18, n° 4, Abt. Helgoland, H. 1., 1930).
- DANGEARD (P.). — A propos de quelques travaux récents, sur les grains de fucosane des Phéophycées (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. 70, p. 369, 1930).
- HARTMANN (M.). — Untersuchungen über relative Sexualität I. Versuche an *Ectocarpus siliculosus* (*Biol. Zentralbl.*, Bd. 45, 1925).
- KNIGHT (M.). — Studies in the Ectocarpaceae, 1, The life-history and cytology of *Pylaiella litoralis* Kjellm. (*Trans. of the Royal Soc. of Edinburgh*, 53, n° 17, p. 343-360, 1923).
- II, The life-history and cytology of *Ectocarpus siliculosus* Dillw. (*Ibid.*, 56 p. 307, 1929).
- Nuclear phases and Alternation in Algae, Phaeophyceae (*Beih. z. bot. Zentralbl.*, 48, 1931).
- KUCKUCK (P.). — Die Fortpflanzung der Phaeosporeen (*Wissensch. Meeresuntersuch. N. F.* Bd. 5, Abt. Helgoland, Oldenburg, 1912).
- Über Zwerggenerationen bei *Pogotrichum* und über die Fortpflanzung von *Laminaria* (*Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, Bd. 35, Berlin, 1917).
- Fragmente einer Monographie der Phaeosporeen, nach dem Tode des Verfassers herausgegeben von Wilhelm Nienburg. (*Wissensch. Meeresunters.*, t. 17, Oldenburg, 1929).
- KYLIN (H.). — Über die Farbstoffe der Fucoideen (*Zeitschr. f. Physiol. Chemie*, 82, p. 221-230, 1912).
- Zur Biochemie der Meeresalgen (*Ibid.*, 83, p. 171, 1913; 94, p. 337, 1915; 101, p. 286, 1918).

- KYLIN (H.). — Über die Fucosanblasen der Phaeophyceen (*Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.*, XXXVI, 1918).
- Studien über die Entwicklungsgesch. der Phaeophyceen (*Svensk. bot. Tidskr.*, XII, p. 1-64, 1918).
- LE TOUZÉ (H.). — Contribution à l'étude histologique des Fucacées (*Rev. gén. de Bot.*, t. XXIV, 1912).
- MANGENOT (G.). — Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasma des Algues (*Arch. de Morph. expér. et génér.*, 1922).
- A propos de la communication de M. Defer sur les « grains de fucosane » (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 77, p. 366, 1930).
- OLTMANN (Fr.). — Über die Sexualität der Ectocarpeen (*Flora*, Bd. 86, p. 86-99. Marburg, 1899).
- PÉCHOUTRE (F.). — La sexualité hétérogamique des Laminaires et la reproduction chez les algues phéosporées (*Rev. Gén. des Sc.*, XXVII. Paris, 1916).
- RICARD (P.). — Les constituants glucidiques des Algues brunes (*Ann. Inst. Océan. et Thèse*, Paris, 1930).
- SAUVAGEAU (C.). — Note sur l'*Ectocarpus tomentosus* Lyngbye (*Journ. de bot.*, t. 9, Paris, 1895).
- Sur les sporanges pluriloculaires de l'*Asperococcus compressus* Griff. (*Ibid.*).
- Sur l'*Ectocarpus virescens* Thuret et ses deux sortes de sporanges (*Journ. de Bot.*, t. 10, Paris, 1896).
- Remarques sur la reproduction des Phéosporées et en particulier des *Ectocarpus* (*Ann. des Sc. Natur. Bot.*, S. 8, t. 2, Paris, 1896).
- Observations relatives à la sexualité des phéosporées (*Journ. de Bot.*, t. 10, Paris, 1896). et t. 11. Paris, 1897).
- Sur le *Colpomenia sinuosa* Derb. et Sol. (*Bull. Stat. biol. Arcachon*, t. 24, p. 309. Bordeaux, 1927).
- Sur le *Castagnea Zosteræ* Thuret (*Ibid.*, t. 24, p. 369, 1927).
- Sur les Algues phéosporées à éclipse ou Eclipsiophycées (*Recueil des tr. botan. néerl.*, t. 25, p. 262, Amsterdam, 1928).
- Seconde note sur l'*Ectocarpus tomentosus* Lyngbye (*Bull. Stat. biol. Arcachon*, t. 25, Bordeaux, 1928).
- Sur le développement de quelques Phéosporées (*Bull. St. biol. d'Arcachon*, t. 25, p. 253-420. Bordeaux, 1929).
- Sur trois nouveaux exemples de pléthysmothalle (« *Myriotrichia* » Harv. et « *Protasperococcus* » nov. gen.). (*C. R. Ac. Sc.*, t. 142, p. 1620, 1931).
- Le pléthysmothalle (*Bull. St. Biol. Arcachon*, 29, p. 1-16, 1932).
- SETCHELL and GARDNER. — The marine Algae of the Pacific Coast of North Amer. (*Univers. of Californ. Public. in Botany*, t. 8, Berkeley, 1925).
- SVEDELIUS (N.). — On the number of chromosomes in the two different kinds of plurilocular sporangia of *Ectocarpus virescens* Thur. (*Svensk. Bot. Tidskr.*, t. 22, 1928).
- Alternation of generations in relation to reduction division (*Bot. Gaz.*, vol. 83, n° 4, 1927).
- THURET (G.). Recherches sur les zoospores des Algues et les anthéridies des Cryptogames (*Ann. des Sc. Natur. Bot.*, sér. 3, t. 14, 1850).

## SPHACÉLARIALES.

- CLINT (C.). — The life history and cytology of *Sphacelaria cirrhosa* var. *Egagropila* (Brit. Assoc. Advancem. of Sc. Journ. Scient. Transact., 77, 1926).
- ESCOYEZ (E.). — Caryocinèse, centrosome et Kinoplasma dans le *Stypocaulon scoparium* (La Cellule, 25, 1, 1909).
- HIGGINS, MARION (E.). — A cytological investigation of *Stypocaulon scoparium* (L.). Kütz. With especial reference to the unilocular Sporangia (Annals of Bot., XLV, n° CLXXVIII, p. 345, 1931).
- HOMES (M. V. L.). — Observations vitales sur la structure et la division cellulaire de « *Halopteris filicina* » (Grat.) Kütz. (Acad. Roy. de Belg., t. XV, p. 932-942, 1929).
- MAGNUS (P.). — Zur Morphologie der Sphacelarien, 1873.
- REINKE (J.). — Beitr. zur vergl. anat. u. Morphol. der Sphacelarien (Bibl. Botanica, 1891).
- SAUVAGEAU (C.). — Remarques sur les Sphacélariacées (Journ. de Bot., 1900-1904).
- SCHREIBER (E.). — Über die geschlechtliche Fortpflanzung der Sphacelariales (Ber. d. deutsch. bot. Gesell., 49, H. 4. p. 235, 1931).
- SWINGLE (W. T.). — Zur Kenntniss der Kern und Zellteilung bei den Sphacelariaceen (Pringsh. Jahrb., XXX, 299, 1897).

## CUTLÉRIALES.

- FALKENBERG. — Die Befruchtung und der Generationswechsel von *Cutleria* (Mitt. Zool. Stat. Neapel., 1, p. 420, 1879).
- KUCKUCK (P.). — Über den Generationswechsel von *Cutleria multifida* Grev. (Wissensch. Meeresunters., Abt. Helgoland, N. F. 3, 1899).
- OLLIVIER (G.). — Sur le *Cutleria monoica* nov. sp., gamétophyte de l'*Aglaozonia chilosa* Falk. (Comptes rendus Ac. Sc., t. 185, p. 566-568. Paris, 1927).
- Etude de la flore marine de la côte d'azur (Ann. Inst. Océanogr. N. S., t. VII. Paris, 1929).
- REINKE (J.). — Entwicklungsgesch. Untersuch. über die Cutleriaceen des Golfs von Neapel. (Nova acta Leopold. Carol. Deutsch. Akad., XL, Dresden, 1878).
- SAUVAGEAU (C.). — Les Cutlériacées et leur alternance des générations (Ann. des Sc. Nat. Bot., 80, S. 10, p. 265, 1899).
- Sur la germination parthénogénétique du *Cutleria adspersa* (C. R. Ac. Sc., t. 64. Paris, 1908).
- Sur le rôle des « *Aglaozonia* » d'origine parthénogénétique (C. R. Ac. Sc., t. 143, p. 133, 1931).
- Sur quelques algues phéosporées de la rade de Villefranche (Bull. St. Biol. Arcachon, 28, p. 7-168, 1931).
- THURET et BORNET. — Etudes phycologiques. Paris, 1878.
- YAMANOUCHI (Sh.). — Cytology of *Cutleria* and *Aglaozonia* (Bot. Gaz., 48, p. 380, 1909).
- The life history of *Cutleria* (Bot. Gaz., 54, p. 441-502, 1912).
- The life history of *Zanardinia* (Bot. Gaz., 56, 1913).

## CHAPITRE XV

# PHÉOPHYCÉES (suite).

### 4. LAMINARIALES

#### CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

Ce groupe compte les représentants des Algues les plus considérables par leurs dimensions et leur abondance. Elles sont surtout fréquentes dans les mers froides, où elles forment, le long des côtes à marées, des *associations* dont la partie supérieure seulement vient à sec pendant quelques heures à l'époque des grandes basses mers de sizygies. Dans les basses mers de quinzaine et en dehors de la période des équinoxes, seuls les petits exemplaires émergent en totalité et pour certaines espèces seulement, les autres demeurent immergées. Chaque espèce possède à ce point de vue des exigences particulières.

Les Laminariacées ne sont pas d'ailleurs localisées le long des rivages à marées importantes : c'est ainsi qu'on les trouve sur les côtes de l'Océan glacial arctique, en des points où les marées n'ont qu'une amplitude très faible (île Jan Mayen par exemple).

La zone des Laminaires est donc formée surtout d'Algues vivant en majorité sous une épaisseur d'eau importante et n'émergeant pour la plupart que d'une manière occasionnelle. La limite de leur végétation en profondeur varie beaucoup suivant les conditions locales de pureté de l'eau, d'insolation, d'agitation des vagues ou des courants. Dans la région de Roscoff, on trouve des Laminaires nombreuses sur les fonds rocheux à 10 ou 15 m. au-dessous de la limite des plus basses mers. A partir de 20 m. les échantillons sont chétifs et n'ont plus une végétation vigoureuse.

Les Laminaires, très bien développées sur les côtes de Norvège, d'Islande, d'Ecosse, de Bretagne, sont encore très bien représentées sur les côtes de Galicie au sud du golfe de Gascogne. Cette région rappelle beaucoup la Bretagne par sa flore algologique. Mais, plus au sud, ces Algues se raréfient. En Méditerranée vit une espèce fréquente dans la région des Baléares le *Laminaria Rodriguezii* (fig. 243) qui a été dragué autrefois par l'algologue RODRIGUEZ et décrit par BORNET (1888). Cette Laminaire vit sur des fonds non rocheux à plus de 100 m. de profondeur, dans des conditions

tout à fait différentes de ses congénères de l'Océan. De récents dragages du Pourquoi Pas ? ont rapporté des échantillons de cette curieuse Laminaria. Le *Saccorhiza bulbosa* a été trouvé par nous à l'ilôt d'Alboran à l'est du détroit de Gibraltar et sur les côtes du Maroc (B. URIARTE). On ne le connaît pas plus avant en Méditerranée (1).

Nous décrivons comme type de Laminariacée le *Laminaria flexicaulis* (fig. 244) qui est une Algue commune sur nos côtes, de grande taille, pouvant atteindre 3 m. de longueur et même plus. Elle se compose d'une tige cylindrique et flexible (stipe), fixée à sa base par des crampons qui adhèrent solidement aux rochers et d'une lame découpée irrégulièrement en lanières à son extrémité.

Les crampons (*rh*) sont des émergences ramifiées analogues à des rhizoïdes qui prennent naissance à la base du stipe. La tige cylindrique ou stipe (*st*) est enveloppée par un épiderme et comprend deux parties, la moelle et l'écorce qui diffèrent par la nature de leurs éléments anatomiques et dont la distinction s'observe facilement à l'œil nu sur une coupe fraîche du stipe.

L'assise extérieure et les premières assises corticales sont riches en phéoplastes, de sorte que le pourtour de l'écorce apparaît comme une zone fortement colorée en brun : c'est la région assimilatrice (fig. 245). L'assise extérieure et les assises sous-jacentes sont aussi le siège de nombreux cloisonnements qui ont pour résultat l'épaississement du stipe. Celui-ci s'accroît donc principalement sur son pourtour où l'assise externe a reçu pour cette raison le nom de *méristoderme* (SAUVAGEAU).

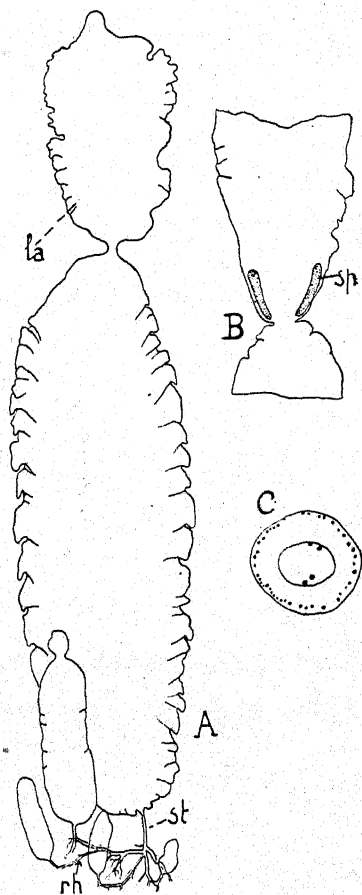


FIG. 243. — *Laminaria Rodriguezii* d'après BORNET (1888) : A. Grand individu accompagné de 4 individus plus petits,  $\times 1/10$  : (*st*) stipe ; (*rh*) rhizome ; (*la*) lame ancienne séparée de la nouvelle par un étranglement. — B. Portion d'un exemplaire fertile : (*sp*) tache sporifère (*sore*). — C. Coupe d'un rhizome montrant les tubes mucifères,  $\times 6,6$ .

1. OLTMANNS (*Traité*, 2<sup>e</sup> éd., p. 135) indique le *Saccorhiza* à Naples et CHALON l'a indiqué à Banyuls, sans doute par erreur.

Dans la partie profonde de l'écorce les cellules deviennent progressivement moins riches en phéoplastes et cette région apparaît presque incolore.

La moelle est aussi à peu près incolore, mais elle se distingue par la nature de ses cellules, presque toutes très allongées et intriquées les unes dans les autres, de façon à réaliser l'aspect bien connu sous le nom de faux-tissu chez les Champignons. Comme chez les Mycètes d'ailleurs certains de ces

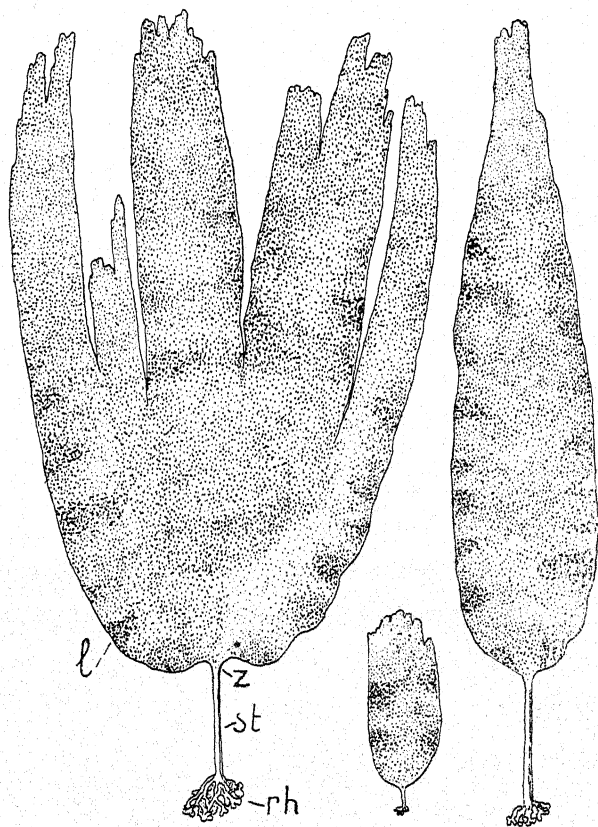


FIG. 244. — *Laminaria flexicaulis*, jeunes individus,  $\times 1/4$ , d'après SAUVAGEAU (1918) : (rh) rhizoïdes ; (st) stipe ; (l) lame ; (z) emplacement de la zone méristématique.

éléments allongés ont reçu le nom d'hyphes, terme impropre d'ailleurs : ce sont des cellules sinueuses, ramifiées, avec des cloisons assez espacées. D'autres cellules, à direction longitudinale, sont légèrement renflées au niveau des cloisons et anastomosées entre elles par des cloisons latérales. Elles ont vraisemblablement un rôle conducteur ; on voit donc que le nom de moelle s'accorde bien avec la position de ce tissu, mais non avec son rôle physiologique.

La lame qui fait suite au stipe possède la même structure anatomique et l'on y distingue un méristoderme, une écorce avec partie périphérique assimilatrice et une région médullaire.

Elle s'accroît à sa base aux dépens d'une région méristématique (fig. z) qui se cloisonne activement et peut régénérer la fronde entière. D'où il résulte que si l'on coupe le haut du stipe, sans conserver la base de la lame, le tout meurt sans se régénérer.

Les parties les plus anciennes de la fronde sont reportées sans cesse à l'extrémité la plus éloignée du méristème, où le thalle se découpe en lanières qui sont d'autant plus nombreuses et qui entaillent la fronde d'autant plus profondément que l'Algue vit dans une région plus agitée par les vagues.

Les *L. flexicaulis* qui vivent dans les eaux calmes et celles qui vivent sur les côtes soumises au choc des vagues sont assez différentes les unes des autres pour qu'il ait été nécessaire de créer deux variétés. La forme *stenophylla* a été décrite en particulier par BÖRGESSEN d'après des échantillons recueillis aux Faeröers, à Lille Dimon, îlot aux falaises escarpées et gigantesques, battu par une mer toujours violente. Cette forme peut être récoltée également en de nombreux points des côtes bretonnes (île de Sieck, Quiberon). Dans les endroits abrités, au contraire, par exemple à Roscoff dans le chenal de l'île Verte, s'observent des *L. flexicaulis* dont la fronde, très large à la base, est gondolée et dépourvue de découpures profondes à son extrémité. Il y a une influence frappante des conditions de milieu agissant sur la forme du thalle.

Le *L. flexicaulis* vit certainement plus d'une année, mais l'on manque de données exactes sur la durée de sa végétation. Les stipes âgés se reconnaissent à leur couleur plus brune, presque noire ; ils finissent par être envahis par des épiphytes, des *Ectocarpus* par exemple, de même que les parties les plus âgées de la fronde.

#### REPRODUCTION.

Chez le *L. flexicaulis* les organes reproducteurs sont des sporanges groupés en *sores*, qui apparaissent à l'œil nu comme des taches irrégulières de couleur sombre, à la surface des frondes vers leur extrémité. Les sores se développent ordinairement en automne et ils n'apparaissent que sur des thalles déjà assez grands.

Les sores se composent d'une multitude de sporanges en forme de masses, disposées côte à côte à la surface du thalle et entremêlées de cellules

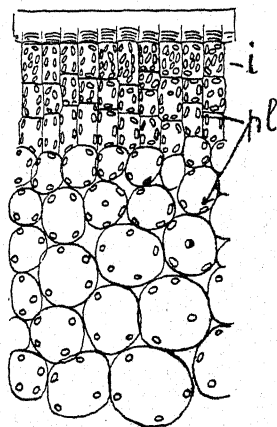


FIG. 245. — Portion d'une coupe transversale dans le tissu cortical périphérique du stipe de *Lamina flexicaulis* : (i) assise superficielle, (pl) plastides bruns, d'après P. DAN-GEARD (1929),  $\times 450$ .

stériles, les paraphyses. Ce sont des *sporangies uniloculaires* qui mettent en liberté à maturité de nombreuses zoospores brunes à deux cils inégaux. La fig. (247) qui s'applique au *Saccorhiza bulbosa* donne une bonne idée de ce que sont les sporanges et les paraphyses chez les Laminaires en général. On a cru longtemps, que cette génération asexuée expliquait toute la reproduction des Laminaires. Or il n'en est rien. En effet les zoospores germent directement et donnent naissance à des plantules minuscules

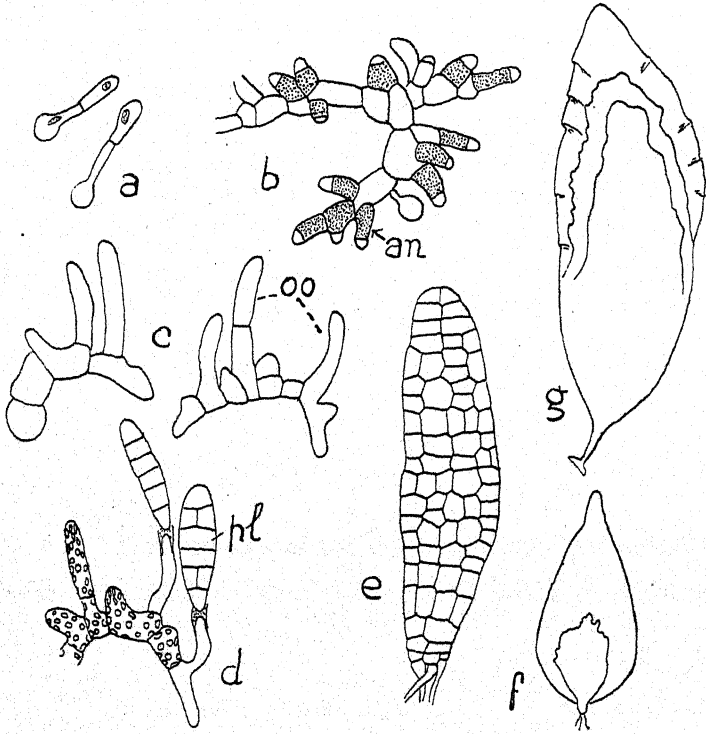


FIG. 246. — *Laminaria flexicaulis* d'après SAUVAGEAU (1918) : a. Germination de la spore. — b. Prothalle mâle. — c. Prothalles femelles. — d. Prothalle femelle sur lequel se développent deux plantules (pl). — e., f., g. Plantules de différents âges : (an) anthéridie ; (oo) oogone.

(fig. 246) filamenteuses, rampantes que l'on peut cultiver artificiellement. Sur ces plantules apparaissent bientôt des organes sexués, anthéridies et oogones, comme l'ont montré les travaux mémorables de SAUVAGEAU (1915-1918). Ces plantules sont donc comparables à des prothalles ou gamétophytes et il existe des gamétophytes de deux sortes, les uns mâles (b) et les autres femelles (c, d) qui diffèrent les uns des autres par la grosseur des cellules.

Les anthéridies (an) sont très simples et elles produisent chacune un seul anthérozoïde à peu près incolore. L'anthérozoïde libre a été observé par

WILLIAMS chez des *Laminaria* (1921). A partir des oogones fertilisés se développent des plantules (e, f, g) qui grandissent rapidement et forment des rhizoïdes à leur base ; elles se reconnaissent bientôt comme de jeunes Laminaires, semblables aux plus jeunes exemplaires que l'on recueille dans les stations naturelles. Il est donc possible de relier les stades observés en culture à ceux que l'on récolte sur les rochers de la côte.

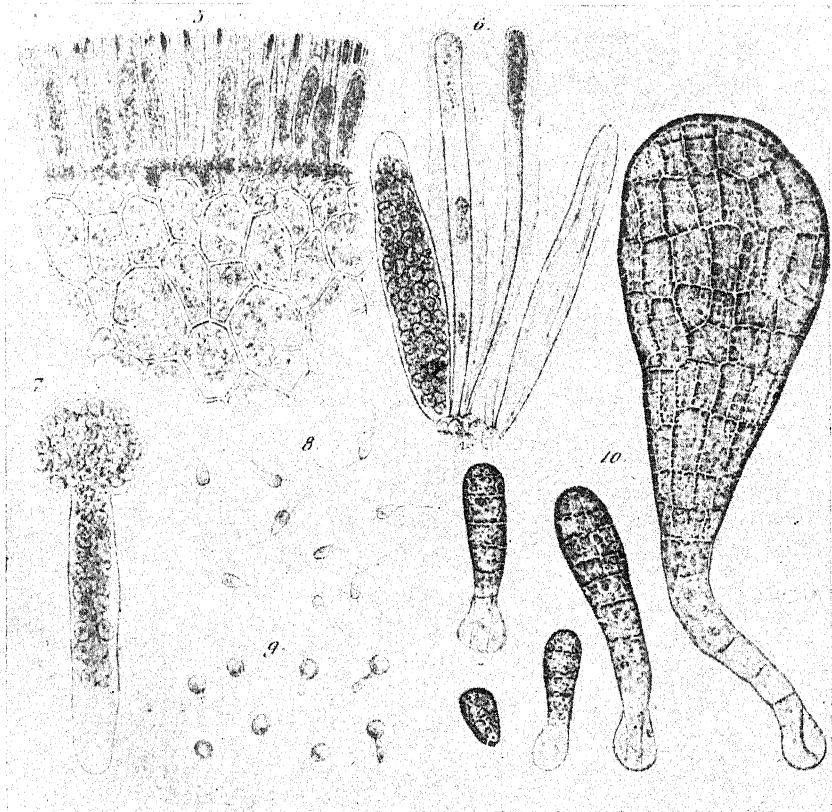
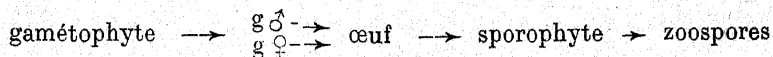


FIG. 247. — *Saccorhiza bulbosa* Decaisne : (5) coupe mince d'un spore ; (6) Sporangies et paraphyses,  $\times 330$  ; (7) Déhiscence d'un sporange ; (8) zoospores ; (9) Début de la germination des zoospores ; Plantules à divers états,  $\times 330$  ; d'après THURET (1850).

La découverte de prothalles minuscules sexués a permis de considérer la Laminare de grande taille, pourvue de sporanges, comme un sporophyte. Il y a donc ici un cas d'alternance des générations qui rappelle celui des Fougères et mieux encore celui des Equisétinées, car les prothalles sont unisexués :



Des faits analogues ont été décrits chez beaucoup d'autres Laminariacées: chez le *Saccorhiza bulbosa* (SAUVAGEAU), chez le *Postelsia palmaeformis* (MYERS, 1925), le *Macrocystis pyrifera* (DOLF et LEWYN, 1926), le *Nereocystis Lutkeana* (HARTGE, 1928) chez les *Alaria*, par SAUVAGEAU (1916) et

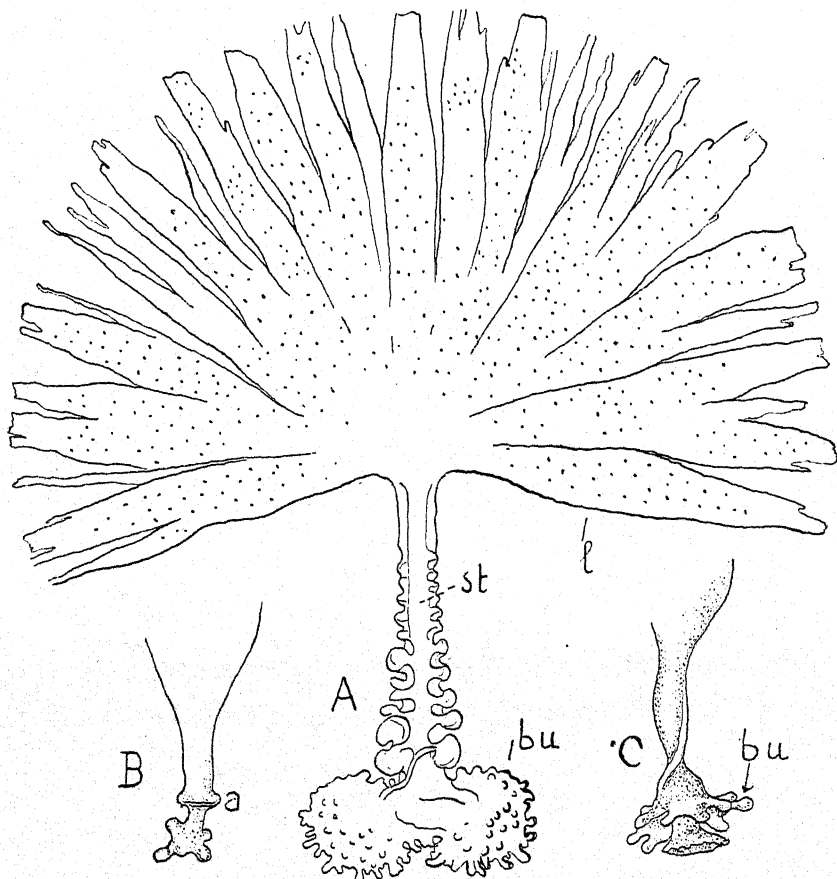


FIG. 248. — A. *Saccorhiza bulbosa*, individu adulte, complet,  $\times 1/10$ : (l) lame; (st) stipe; (bu) bulbe. — B. Base de fixation chez la plantule; (a) bourrelet. — C. Base de fixation à un stade plus avancé; (bu) début de la formation du bulbe aux dépens du bourrelet; d'après SAUVAGEAU (1918).

par PRINTZ (1922). Il est donc bien établi qu'une alternance des générations d'un type particulier caractérise ce groupe d'Algues, mais elle ne lui est pas spéciale et plusieurs Phéosporées, voisines ou systématiquement éloignées, ont un cycle de développement analogue (*Chorda filum*, *Dictyosiphon*, *Sporochnacées*).

#### PRINCIPAUX TYPES.

Le groupe des Laminariales est divisé par OLTMANNs en deux sous-ordres : les Chordacées et les Laminariacées.

## CHORDACÉES

Le *Chorda filum* qui est le principal représentant du premier groupe a la forme d'un long fil cylindrique atteignant plusieurs mètres de longueur sur un diamètre de quelques millimètres. Le thalle s'amincit progressive-

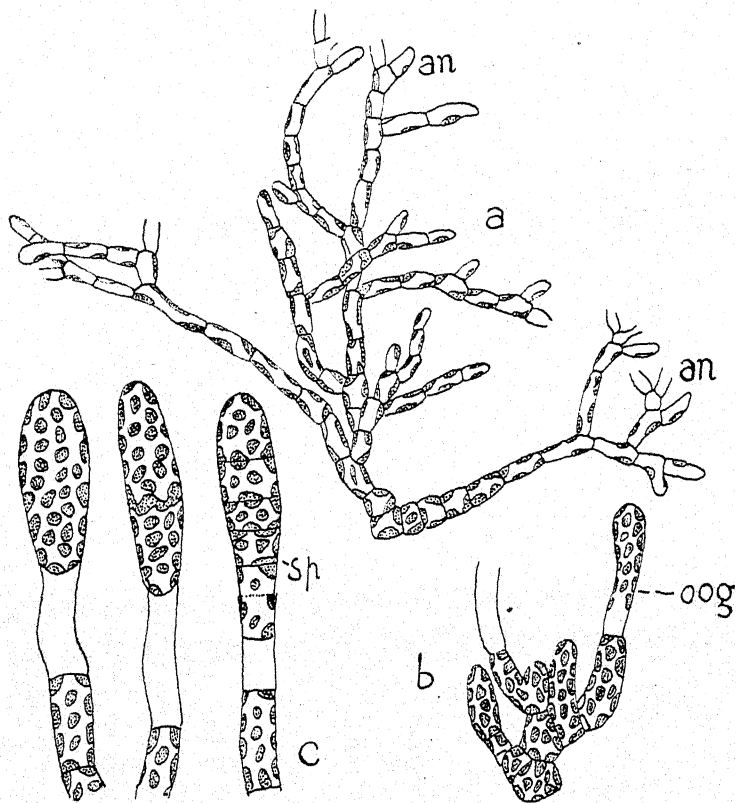


FIG. 249. — *Chorda filum* d'après KYLIN (1918) : a. Prothalle mâle avec des anthéridies (an). — b. Prothalle femelle avec des oogones (oog.). — c. Jeunes sporophytes (sp), développés aux dépens du contenu de l'oogone.

ment à la base, mais il n'y a pas de différenciation en un stipe comme chez les Laminaires. Les gamétophytes ressemblent à ceux des *Laminaria* : ils ont été décrits par WILLIAMS et KYLIN (1918) (fig. 249). La réduction chromatique a été constatée dans les sporanges uniloculaires (KYLIN).

## LAMINARIACÉES

Les Laminariacées de nos climats appartiennent aux genres *Laminaria*, *Saccorhiza*, et *Alaria*. Sur les côtes sud-américaines, dans les parages du

cap Horn, croissent de gigantesques *Macrocystis* et *Lessonia*. Le Pacifique Nord possède le *Nereocystis Lutkeana* et les côtes du Japon sont riches en formes endémiques variées (*Ecklonia*, *Undaria* etc...).

Les *Laminaria* de nos côtes de Bretagne comprennent quatre espèces : *L. flexicaulis* au stipe rond et flexible (1), *L. Cloustoni* (fig. 250) au stipe rugueux sur une grande partie de sa longueur, couvert d'épiphytes, *L. Lejolisii*, au stipe rond et lisse à et la fronde de teinte claire, *L. saccharina*,

à lame entière souvent ondulée et comme gaufrée sur les bords. Ces espèces peuvent encore se distinguer les unes des autres par la disposition des crampons et l'anatomie. Le *L. Cloustoni* présente la particularité de renouveler sa fronde régulièrement à chaque printemps ; à cette époque la partie ancienne de la lame (fig. 250, *la*) se sépare de la portion jeune par un étranglement, puis se détache (*mantelet*).

Les conditions de vie de chaque espèce sont aussi caractéristiques. Le *L. saccharina* habite de préférence les endroits calmes où elle peuple les cuvettes des rochers. Le *L. flexicaulis* n'émerge qu'à très basse mer, sauf les petits exemplaires qui peuvent se rencontrer à un niveau plus élevé. Par les fortes marées d'équinoxe les grands individus peuvent assécher complètement, ce qui leur est d'ailleurs assez souvent funeste, par suite de l'insolation ou du lavage par les eaux de pluie. Les *L. Cloustoni* et *L. Lejolisii* vivent à peu près au même niveau et, dans les meilleures conditions de

marée, seul le sommet des stipes émerge de l'eau. Les Laminaires toujours immergées et qui descendent jusqu'à 10 à 20 m. de profondeur sont composées d'exemplaires de ces deux espèces et aussi de *L. flexicaulis*. Le *L. saccharina* s'observe aussi occasionnellement en profondeur et le « Pourquoi Pas ? » a souvent récolté dans les fjords de Norvège, par une dizaine de mètres de fond, des *L. saccharina* d'une taille inusitée, à lame très large et tuyautée sur les bords.

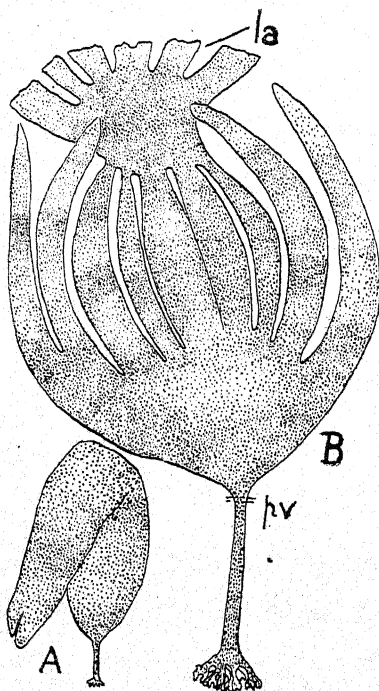


FIG. 250. — *Laminaria Cloustoni*, d'après GUIGNARD (1892) : A. Individu très jeune. — B. Plante adulte observée au printemps avec une lame ancienne (*la*) sur le point de se détacher. Environ 1/2 gr. nat

1. Certaines formes ont le stipe aplati, surtout dans le haut.

Chez beaucoup d'espèces de *Laminaria* le stipe et la fronde, ou l'un des deux seulement, sont parcourus par des canaux sécréteurs de mucus (fig. 252), dont la nature et le mode de formation ont été décrits par GUIGNARD (1892). On les observe par exemple dans la région corticale extérieure des stipes, de

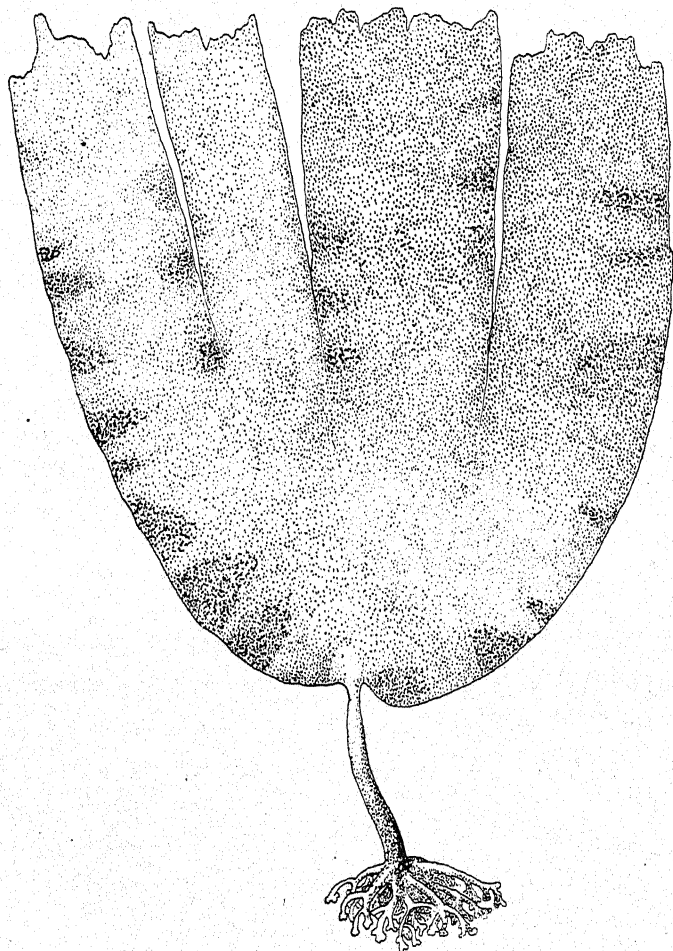


FIG. 251. — Jeune *Laminaria Cloustoni* d'après SAUVAGEAU (1918).

la lame et des rhizoïdes, chez le *L. Cloustoni*. Ils existent seulement dans la lame chez le *L. flexicaulis* et le *L. saccharina* (1).

Les canaux mucifères prennent naissance chez le *L. Cloustoni*, d'après GUIGNARD, comme des méats (fig. 252 a) se formant dans l'assise sous-jacente

1. Rarement cette espèce peut présenter quelques canaux mucifères dans le stipe.

aux cellules superficielles, ou même entre ces dernières cellules elles-mêmes. Les cloisonnements du méristoderme déterminent l'enfoncement de ces cavités dans le tissu du stipe ; d'autre part un certain nombre de cellules bordant les cavités se différencient en cellules sécrétrices. Les méats vont ensuite se mettre en communication les uns avec les autres de façon à former un réseau sous-cortical (fig. c). L'appareil sécréteur ainsi constitué présente la particularité d'avoir des cellules sécrétrices qui se groupent en îlots séparés (fig. b) au lieu de garnir uniformément la paroi des tubes.

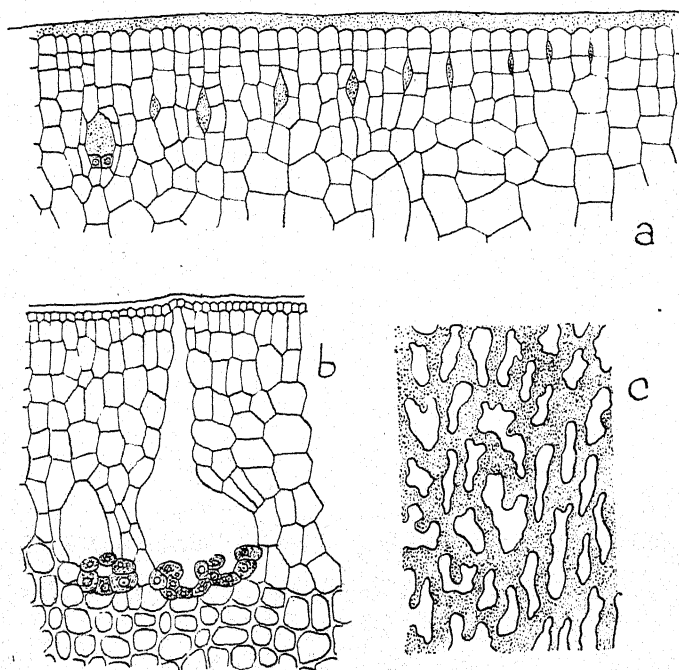


FIG. 252. — Canaux mucifères de *Laminaria Cloustoni* d'après GUIGNARD (1892) : a. Coupe longitudinale faite à la partie inférieure du point végétatif montrant la formation progressive des méats (de droite à gauche). — b. Section transversale passant par deux canaux et des groupes de cellules glandulaires. — c. Réseau mucifère isolé par deux sections tangentielles.

L'absence ou la présence de ces tubes et leur répartition fournissent de bons caractères pour distinguer entre elles les espèces de *Laminaria*. Parmi ces dernières, les plus curieuses sont le *L. Rodriguezii* (fig. 243) cité plus haut, les *L. solidungula* du Spitzberg et *L. longicruris* des régions arctiques. Parmi les autres Laminariacées, les *Saccorhiza bulbosa* (fig. 248 et 253) diffèrent des *Laminaria* par leur stipe aplati et leur base en forme de bulbe creux hérissé de prolongements en doigt de gant servant à la fixation. La formation de ce bulbe passe par des stades de bourrelet et de cloche comme l'indique la figure 248 (B, C).

Les *Alaria* (fig. 254) dont une espèce est connue en France, l'*A. esculenta* (Cherbourg, Roscoff, Brest) vivent sur les récifs les plus battus par les vagues. Elles ressemblent un peu aux *Laminaria* à lame entière, telles que le *L. saccharina*, mais elles en diffèrent par le stipe qui se prolonge en une nervure (*n*) bien nette d'un bout à l'autre de la fronde et surtout par la présence sur ce stipe de lames disposées en deux rangées (*sp*) où sont localisés les sporanges : on les appelle des *sporophylles*. La fronde proprement dite reste

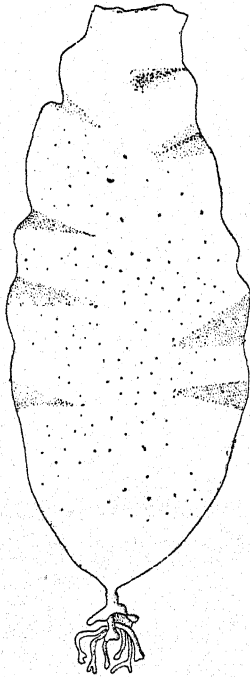


FIG. 253. — *Saccorhiza bulbosa*. Plante jeune, original,  $\times 1/4$ .

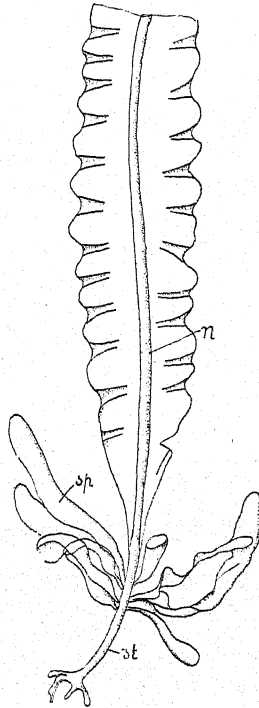


FIG. 254. — *Alaria esculenta*. Original : (st) stipe ; (sp) sporophylles ; (n) nervure ou côte au milieu de la fronde  $\times 1/2$ .

au contraire stérile. Les *Alaria* sont très répandues dans les régions arctiques (Norvège, archipel des Fär Oers, Ecosse, Islande) ; la Bretagne constitue pour elles une limite méridionale.

La grande taille atteinte par certaines *Laminariales* du Pacifique ou de l'Antarctique a frappé depuis longtemps les navigateurs et les naturalistes. L'une d'entre elles, le *Lessonia fuscescens* décrit par HOOKER, possède un stipe cylindrique de plusieurs mètres de hauteur, épais comme un tronc et terminé par un bouquet de rameaux, avec des frondes découpées et l'ensemble donne l'apparence d'une Fougère arborescente. Il semble pour-

tant que les dimensions des énormes *Macrocystis* (fig. 255) et *Nereocystis* (fig. 256) aient été exagérées dans certains cas. On parlait couramment pour ces Algues de centaines de mètres de longueur. La réalité est plus modeste et il semble que la taille soit de 20 à 30 m. pour le *Nereocystis Lutkeana* et ne dépasse pas 50 à 60 m. pour le *Macrocystis pyrifera*. On conçoit d'ailleurs qu'il soit difficile d'obtenir ces Algues entières et de les mesurer.

Le stipe des *Nereocystis* et des *Macrocystis* est relativement grêle et la fronde flotte au voisinage de la surface grâce à la présence de renflements

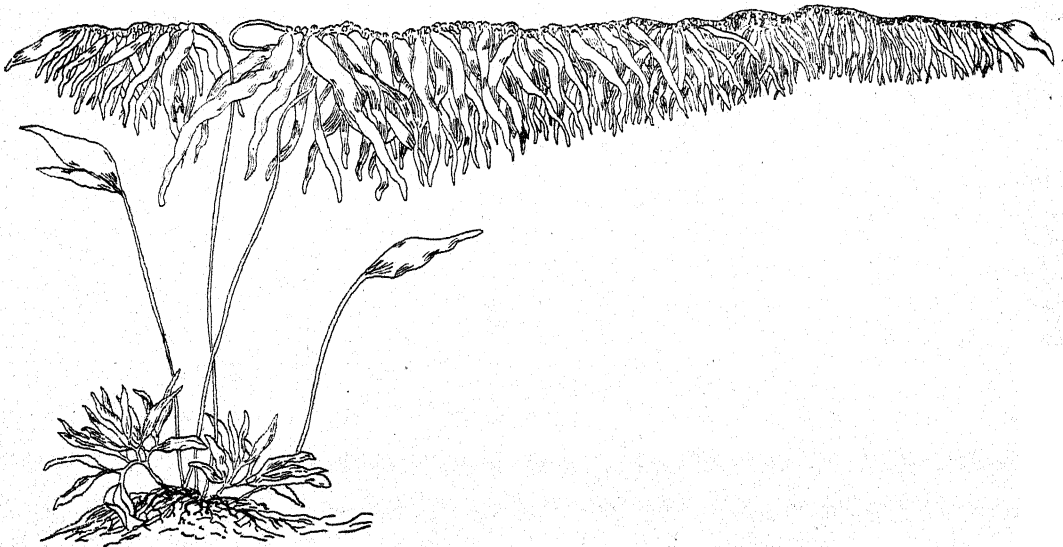


FIG. 255. — *Macrocystis pyrifera* (Turn) Ag. (très réduit), d'après HOOKER et HARVEY tiré de ENGLER.

placés à la base des frondes et qui sont remplis d'air, jouant le rôle de flotteurs.

L'organisation élevée de ces Algues se manifeste également dans la structure des tissus, par la présence de tubes ramifiés et très allongés, pourvus de place en place de cribles sur les parois transversales. Ces plaques criblées ressemblent beaucoup à celles qu'on observe dans le liber des Phanérogames. On les rencontre dans la partie centrale des stipes (moelle) chez les *Nereocystis* et les *Macrocystis*, où ils sont particulièrement bien développés, mais ils existent aussi chez les *Laminaria* pour une partie des éléments allongés de la moelle des stipes. Le rôle conducteur de ces tubes est tout à fait probable, d'après ce que l'on sait de leur structure et de leur évolution.

# UTILISATION DES LAMINAIRES : CHIMIE ET PHYSIOLOGIE.

Les Laminaires, par suite de leur abondance, ont une certaine valeur économique qui a conduit les chimistes à les analyser assez fréquemment. Elles sont riches en potasse et peuvent fournir avec les autres Algues du goémon, un engrais apprécié des cultivateurs. Elles pourraient aussi, en cas de disette, fournir un aliment de remplacement pour les herbivores, grâce à la présence de substances hydrocarbonées assimilables après une certaine période d'accoutumance. Les glucides sont assez abondants chez les Laminaires ; le plus important d'entre eux est la *laminarine*, sorte d'amidon soluble de formule  $(C^6 H^{10} O^5)_n$  dans lequel  $n$  est  $> 7$  : c'est un hologlucoside à grosse molécule. Un alcool polyatomique, le mannitol, est aussi très fréquent. Différentes sortes de Laminaires sont utilisées comme aliment au Japon, sous le nom de « *Kombu* ».

Les Laminaires renferment des espèces très riches en iode, mais toutes n'en sont pas également pourvues : les *Alaria* sont pauvres, de même que les *Saccorhiza* ; la plupart des espèces du genre *Laminaria* et aussi les genres exotiques *Nereocystis*, *Macrocystis*, contiennent par contre de fortes proportions d'iode; par exemple 1 p. 1000 du poids frais et même plus.

L'iode se trouve sous forme d'iodure alcalins, au moins pour la plus grande part, dans les cellules. Lorsque les Laminaires sont placées dans l'eau douce, les iodures diffusent au dehors assez rapidement et il est possible de les caractériser par leurs réactions.

Les iodures se trouvent inégalement répartis. Par exemple dans les stipes, où le fait a été spécialement étudié, on observe que la répartition de l'iode est calquée sur la disposition morphologique des tissus. Par une méthode

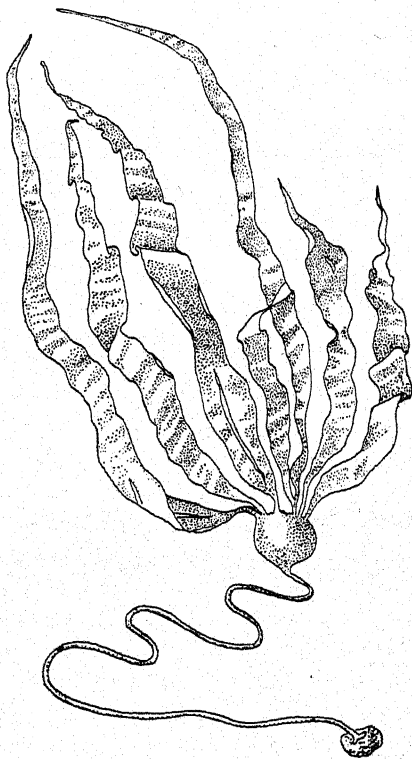


FIG. 256. — *Nereocystis Lutkeana* (Mert.)  
POST. et RUPR. Jeune plante ( $\times 1/4$ ) d'a-  
près POSTELS et RUPRECHT, tiré de EN-  
GLER.

spéciale (Pierre DANGEARD, 1929) on peut obtenir facilement un diagramme qui exprime cette répartition : on utilise la propriété que présentent les acides, additionnés de nitrite de soude, de mettre en liberté instantanément l'iode des iodures. Une coupe fraîche est placée dans le réactif, puis appliquée au contact d'un papier amidonné. En quelques secondes on obtient un dessin en bleu qui souligne les régions les plus riches en iode, en face desquelles le papier a fortement bleui, tandis que les régions pauvres ne l'ont bleui que faiblement.

Cette méthode montre que les régions les plus riches sont la base des stipes et le sommet, surtout dans le voisinage du bas de la fronde. Un résultat fort important que montre cette méthode est la forte accumulation des iodures à la périphérie des stipes et des lames : en ces points, sur quelques millimètres d'épaisseur, les iodures sont particulièrement concentrés.

Une autre méthode permet d'obtenir une valeur approchée de la concentration des iodures dans les cellules corticales des Laminaires : au moyen de bleu de crésyl, avec lequel on réalise une coloration vitale sur une section fraîche d'un stipe de *L. flexicaulis* par exemple. Ce colorant provoque l'apparition, dans certaines des cellules où il a pénétré, de cristaux rouges nés par précipitation dans le suc vacuaire. Or les cellules où apparaissent les cristaux rouges sont exclusivement les cinq ou six assises corticales périphériques et quelques rares cellules de la moelle. D'autre part, *in vitro*, on constate que des cristaux rouges analogues se forment par l'action d'un iodure alcalin sur une solution de bleu de crésyl (MANGENOT, 1928). On en avait déduit tout d'abord que les iodures se trouvaient exclusivement dans l'écorce et dans la moelle. Une étude ultérieure que nous avons faite a montré que les iodures existaient ailleurs, mais qu'ils n'étaient pas assez concentrés pour agir sur le bleu de crésyl (1929).

La méthode au bleu de crésyl permet d'affirmer que l'état le plus concentré des iodures se trouve, chez les Laminaires, dans les cellules périphériques et dans quelques cellules de la moelle, ce qui confirme les résultats obtenus avec la méthode des diagrammes. En outre elle permet de donner un chiffre approximatif de la teneur en iode : on trouve 0,5 % comme teneur minima pour les cellules corticales périphériques et il semble que cette concentration puisse être assez largement dépassée (P. DANGEARD, 1929).

Les Laminaires vivent, comme l'on sait, dans un milieu, l'eau de mer, qui contient seulement des traces d'iode (2 mgr. 5, par litre environ), sous une forme qui n'est pas exactement précisée, mais qui est sans doute partiellement d'une nature organique (A. GAUTIER, LUNDE et CLOSS).

Cependant l'iode, accumulé par les Algues sous un état principalement minéral, peut faire retour à l'extérieur sous forme d'iode libre : il a été prouvé en effet récemment (1928) que les Laminaires pouvaient émettre, dans certaines circonstances, de l'iode libre par la périphérie de leur thalle. Il s'agit du phénomène que nous avons désigné sous le nom d'*iodovolatilisation*. On constate l'essentiel de cette action, en mouillant d'empois d'amidon la fronde d'un *Laminaria flexicaulis* venant d'émerger et en observant

qu'il se fait une coloration bleue immédiate ; ou bien encore, en obtenant cette coloration à une petite distance d'une fronde vivante.

L'iodovolatilisation ainsi observée peut être qualifiée de naturelle ; elle dépend sans doute de causes assez variées qu'il n'y a pas lieu d'analyser ici. L'émersion paraît constituer un facteur important, mais non absolument nécessaire, puisqu'une émission d'iode peut être observée sur une Algue immergée. Ce dernier résultat s'oppose particulièrement à la thèse soutenue par KYLIN (1931), d'après laquelle l'iodovolatilisation ne se produirait pas dans les conditions normales de la vie chez les Laminaires.

Là où l'iodovolatilisation n'existe pas, il est facile de la provoquer par divers moyens, tels que les actions mécaniques (traumatismes, coupures du thalle, frottements, pressions), thermiques ou chimiques. La grande sensibilité des Laminaires à ces facteurs, oblige à des précautions minutieuses pour observer l'iodovolatilisation naturelle.

La mise en liberté de l'iode résulte d'un mécanisme cellulaire, car tous les agents qui tuent les cellules l'arrêtent (anesthésiques, acides, chaleur). Elle est d'autant plus intense que le fonctionnement vital est plus actif. Il est facile de s'assurer que les cellules superficielles sont nécessaires à cette production et que l'iode libre apparaît au niveau de la membrane de ces cellules (*assise iodogène*) (fig. 257).

Les cellules superficielles des *Laminaria* ont donc la propriété de décomposer leurs propres iodures dans certaines circonstances et elles ont aussi

la faculté d'agir de la sorte sur les iodures qu'on met à leur contact, comme nous l'avons montré en 1928, mais elles ne les décomposent qu'après les avoir absorbés, au moins dans leur membrane (1930). La présence d'une oxydase a été signalée par KYLIN (1930) dans la membrane et nous y avons indiqué (1931) la présence d'un principe acide.

L'iodovolatilisation correspond-elle à une fonction d'élimination ou d'excrétion ? Le fait est possible. Il y a peut-être lieu de soupçonner plutôt une intervention dans la fonction respiratoire : l'oxygène est en effet consommé activement en période d'iodovolatilisation et, dans l'azote, l'arrêt de l'émission est complet. Les Laminaires d'ailleurs vivent dans les eaux très aérées et c'est là que l'iodovolatilisation s'observe le mieux.

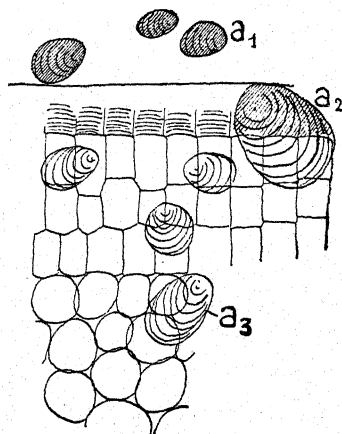


FIG. 257. — Expérience montrant la production d'iode libre au niveau de la membrane extérieure des cellules superficielles de *Laminaria flexicaulis* (les hachures sur les grains d'amidon indiquent les régions colorées en bleu) : ( $a_1$ ) grains d'amidon extérieurs entièrement colorés ; ( $a_3$ ) grains d'amidon superposés aux cellules profondes, non colorés ;  $a_2$  grain dont une moitié est colorée ; d'après P. DANGEARD.

## 5. DICTYOSIPHONALES

Les Dictyosiphonales sont représentées sur les côtes françaises par le *Dictyosiphon foeniculaceus*, Algue rare d'ailleurs, qui s'observe principalement à Cherbourg. Dans les régions septentrionales, le *Dictyosiphon* est au contraire très commun. Cette Phéophycée porte uniquement des spo-

ranges uniloculaires, comme les *Laminaria* et il résulte des travaux de SAUVAGEAU (1917) que la plante de grande taille rencontrée dans la nature correspond seulement à un sporophyte. Il existe une alternance des générations entre ce sporophyte et un gamétophyte microscopique, obtenu par SAUVAGEAU (1929) à partir des zoospores de sporanges uniloculaire (fig. 258).

L'alternance constatée chez le *D. foeniculaceus* diffère cependant de celle des Laminaires, en ce sens que les prothalles filamenteux sont semblables entre eux (isogamie) et qu'ils portent des gamétanges à plusieurs loges ressemblant beaucoup aux sporanges pluriloculaires des Ectocarpees. Ces gamétanges (*gm*) produisent des gamètes motiles analogues à ceux des *Ectocarpus* et qui copulent sans doute entre eux suivant le mode connu chez l'*E. siliculosus*. Cette copulation elle-même n'a pas été observée, mais la germination des zygotes ou

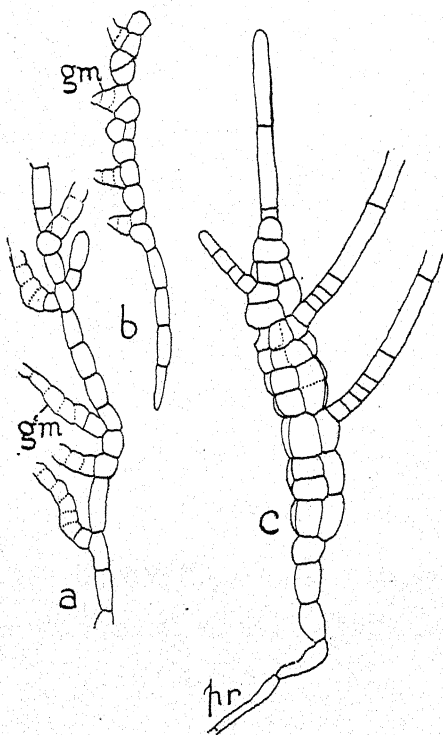


FIG. 258. — *Dictyosiphon foeniculaceus*,  $\times 450$ , d'après SAUVAGEAU (1929) : a., b. Fragments de prothalles portant des gamétanges (*gm*). — c. Plantule née sur un protonéma (*pr*).

des gamètes parthénogénétiques a été suivie : le produit de la germination est un protonéma filamenteux (*pr*) sur lequel apparaissent ensuite des plantules dressées.

Le cycle de végétation du *Dictyosiphon* présente donc un état légèrement plus compliqué que celui des Laminaires, par suite de la présence d'un protonéma qui s'intercale entre le gamétophyte et le sporophyte. Il est cependant plus simple d'un autre côté par ses gamétophytes d'une seule sorte, à gamètes vraisemblablement isogames.

## 6. DESMARESTIALES

Les Desmarestiales sont de grandes Algues brunes à croissance trichothallique, se reproduisant par des sporanges uniloculaires, les seuls que l'on connaisse (THURET, 1853). Les sporanges sont assez rares et la destinée des zoospores qu'ils produisent n'a pas été suivie. Il est vraisemblable que des prothalles sexués, représentant la génération gamétophytique, s'intercalent dans le cycle du développement. Ils sont encore à découvrir (1).

Le genre principal *Desmarestia* est représenté sur le littoral de la Manche et de l'Atlantique par les *D. aculeata*, *D. ligulata*, *D. viridis*, *D. Dudresnayi*.

Chez le *D. Dudresnayi*, Algue de profondeur, nous avons décrit chez les plantules des poils pennés marginaux (fig. 259) et le méristème intercalaire. Il résulte de cette disposition une croissance trichothallique que l'on retrouve chez les autres *Desmarestia*.

## 7. ARTHROCLADIALES

Les Arthrocladiales sont parfois réunies aux *Desmarestia*, mais SAUVAGEAU (1931) a insisté récemment sur les caractères bien particuliers du genre *Arthrocladia* qui motivent la création d'un ordre spécial. L'*Arthrocladia villosa* est particulièrement bien connu depuis les recherches récentes de SAUVAGEAU. Il s'agit d'une Algue brune de grande taille, atteignant 30 ou 40 cm. dans les échantillons méditerranéens, mais qui est plus développée dans la Manche et dans l'Atlantique. C'est une espèce que l'on recueille par dragage, ou rejetée par le flot.

Le thalle de l'*Arthrocladia* s'accroît par une zone de cloisonnement trichothallique comme chez les *Desmarestia*, c'est-à-dire que la région méris-

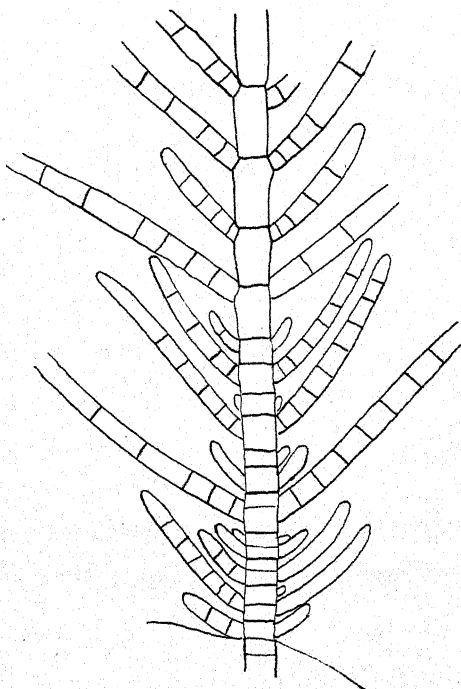


FIG. 259. — Poil penné à croissance trichothallique (le méristème est visible à la base) sur le bord d'un thalle jeune de *Desmarestia Dudresnayi*. Original.

1. Note ajoutée pendant l'impression : SCHREIBER vient de les découvrir ; ils ressemblent à ceux des Laminaires.

tématique, au lieu d'être apicale, se trouve située un peu au-dessous du sommet de la fronde.

La fructification consiste en de petits ramules composés de sporanges uniloculaires disposés en série (THURET, 1864). Ces chapelets de sporanges uniloculaires ont une certaine analogie avec ceux des *Pylaiella*. On ne connaît pas d'autre sorte de sporanges. Récemment SAUVAGEAU (1931) a obtenu, à partir de la germination des zoospores, des états filamenteux pro-

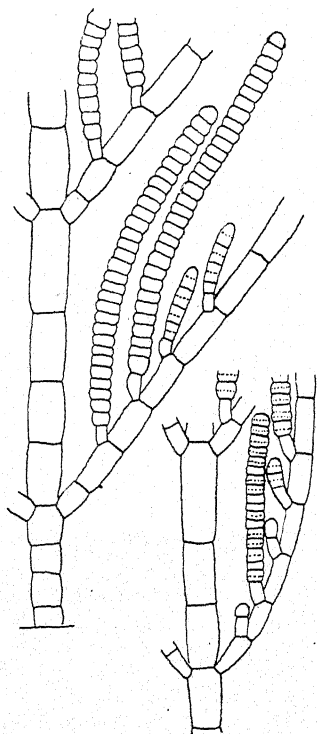


FIG. 260. — *Arthrocladia villosa*. Branches portant des chapelets de sporanges à divers états de développement,  $\times 190$ , d'après SAUVAGEAU (1931).

ducteurs de grosses cellules et sur lesquels se développent finalement des plantules : ce seraient des prothalles. L'observation des anthéridies sur certains de ces prothalles est un peu douteuse ; néanmoins les résultats obtenus en culture par SAUVAGEAU rendent probable l'existence, chez l'*Arthrocladia*, d'une alternance entre une génération délophycée ou sporophyte et une génération adélophycée ou gamétophyte dont les organes mâles et les organes femelles auraient perdu leur sexualité. C'est un nouveau cas sans doute du phénomène de régression de la sexualité, déjà noté chez les Phéosporées.

## 8. SPOROCHNALES

Les Sporochnales comprennent les genres principaux *Nereia*, *Carpomitra* et *Sporochnus*. Ce sont des Algues vivant plus particulièrement dans la

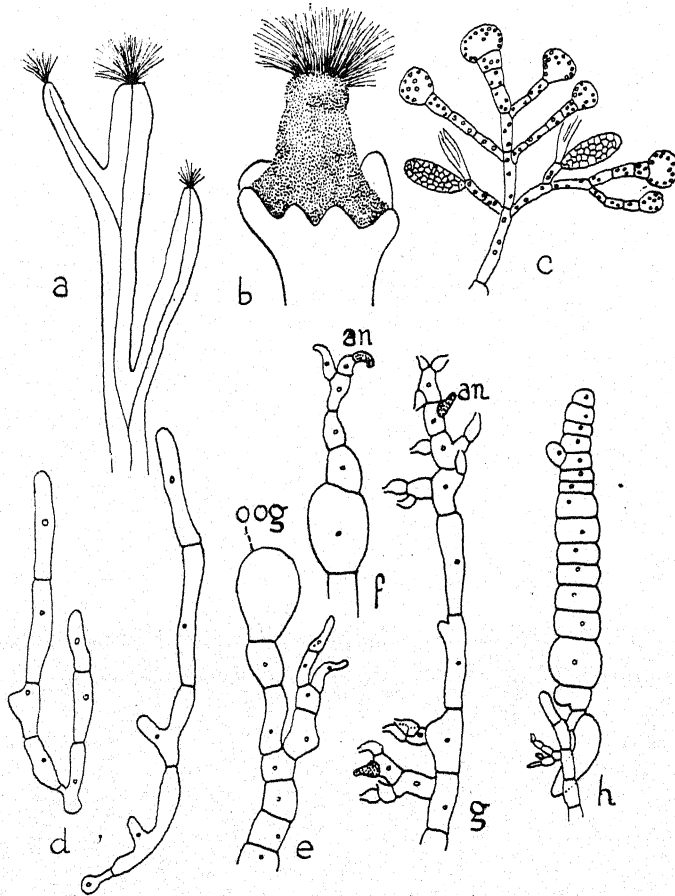


FIG. 261. — *Carpomitra Cabreræ* d'après SAUVAGEAU (1926) : a. Portion du thalle. — b. Portion grossie d'une région sporangifère. — c. Spores portés par un arbuscule ramifié. — d. Prothalles jeunes. — e, f, g. Prothalles avec anthéridies (an) et, à gauche, un oogone terminal (oog). — h. Proembryon développé sur un prothalle dont on voit une partie à la base.

Méditerranée (*Nereia*), ou dans l'Atlantique à une certaine profondeur, ce qui les rend difficilement accessibles (*Carpomitra*, *Sporochnus*).

D'après SAUVAGEAU, le *Carpomitra* et le *Nereia* présentent une alternance des générations sexuée et asexuée. Ces Algues, dans la nature, ne possèdent que des sporanges uniloculaires : ce sont des sporophytes.

Chez le *Carpomitra* (fig. 261) la germination des zoospores produit un

prothalle filamenteux, ramifié, sur lequel apparaissent des anthéridies (*an*) unicellulaires et des oogones (*oog*) terminales, renflées. L'oogone ne s'ouvre pas et il se développe sans fécondation (apogamie). Le résultat de sa germination est un filament monosiphonié ou *proembryon* (*h*) aux dépens duquel prend naissance, à un moment donné, une plantule de *Carpomitra*.

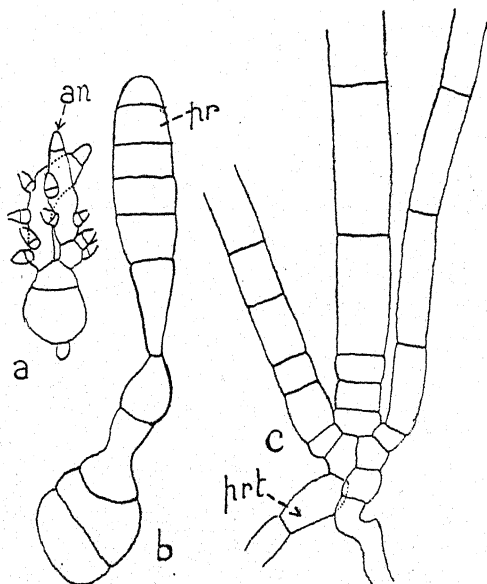


FIG. 262. — *Nereia filiformis*, d'après SAUVAGEAU (1927) : a. Prothalle mâle avec des anthéridies (*an*). — b. Prothalle femelle avec proembryon (*pr*). — c. Jeune plantule obtenue en culture : (*prt*) prothalle.

Le développement du *Nereia filiformis* (fig. 262) est très analogue à celui du *Carpomitra*, mais les anthéridies (*an*) se composent de deux cellules superposées qui s'ouvrent chacune pour leur propre compte. Il existe des prothalles de deux sortes, les uns mâles à nombreuses anthéridies, les autres femelles ; rarement certains prothalles sont monoïques. La cellule-oogone, ou les cellules-oogones, se développent en proembryons (*pr*), puis en plantules, au bout d'un temps assez long, du moins en culture.

## BIBLIOGRAPHIE

### LAMINARIALES.

- ANGST (L.). — Gametophytes of *Costaria costata* (*Proc. Puget Sound Biol. Stat.*, 5, 293-307 pl. 18-21).
- BORNET (Ed.). — Sur une nouvelle espèce de Laminaires de la Méditerranée (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 35, 1888).

- DANGEARD (Pierre). — Sur le dégagement d'iode libre chez les Algues marines (*Comptes rendus Ac. Sc.*, t. 186, p. 892, Paris, 1928).
- Sur les conditions du dégagement de l'iode libre chez les Laminaires (*Ibid.*, t. 186, p. 1371, 1928).
- Action favorisante de l'iodure de potassium sur l'iodovolatilisation (*Ibid.*, t. 187, p. 1156, Paris, 1928).
- L'iodovolatilisation chez les Algues marines et les problèmes de l'iode (*Le Botaniste*, XXI, p. 129-266, 1929).
- Recherches sur les iodures, l'iodovolatilisation et les oxydases chez les Algues marines (*Ibid.*, XXII, p. 33-73, 1930).
- Nouvelles recherches sur les échanges d'iode des Algues marines (*Ibid.*, XXIII, p. 196-276, 1931).
- Quelques résultats expérimentaux sur l'iodovolatilisation (*Ibid.*, p. 175-185, 1932).
- DELÉ (E. M.) and LEWYN (M.). — Reproduction in *Macrocystis pyrifera* Ag. (*Annal. of Bot.*, vol. XL, p. 503-506, 1926).
- DUMON TONDO (F.). — Utilisation des Algues marines sur les côtes de l'Océan Pacifique (*Bull. St. Biol. Arcachon*, 27, p. 29, 1930).
- GUIGNARD (L.). — Observations sur l'appareil mucifère des Laminariacées (*Ann. des Sc. Nat. Botan.*, XV, p. 1-46, 1892).
- HARTGE (Lena M.). — *Nereocystis* (*Public. Puget Sound Biol. Stat.*, vol. 6, p. 207-237, 1928).
- IKARI (J.). — Development of *Laminaria religiosa* Miyabe (*Bot. Magaz. Tokyo*, 35, p. 207-224, 1921).
- KILLIAN (K.). — Beiträge zur Kenntniss der Laminarien (*Zeitschr. f. Botan.*, 3, 1911).
- KJELLMAN (F. R.). — The Algae of the arctic Sea. (*Svensk. Vetensk. Akad. Handl.*, Bd. 20, 1883).
- Laminariaceae (*Pflanzenfamilien d'Engler u. Prantl.*, I, 2, p. 212, 1897).
- KYLIN (H.). — Über den generations wechsel bei *Laminaria digitata* (*Svensk. botan. Tidskr.*, 10, p. 551-561, 1916).
- Studien über die Entwicklungsgeschichte der Phæophyceen (*Svensk. Botan. Tidskr.*, 12, p. 1-64, 1918).
- Über das Vorkommen von Iodiden, Bromiden und Iodidoxydasen bei den Meeresalgen (*Zeitschr. f. Physiol. Chemie*, 186, 1929).
- Über die Iodidspaltende Fähigkeit der Phæophyceen (*Ibid.*, 191, 1930).
- Über die Iodidspaltende Fähigkeit von *Laminaria digitata* (*Ibid.*, 203, p. 58, 1931).
- LAPICQUE (L.). — Les Algues marines et leur utilisation rationnelle (*Bull. off. de la Dir. des Rech. et Inv.*, 1920).
- MANGENOT (G.). — Sur la signification des cristaux rouges apparaissant sous l'influence du bleu de crésyl (*C. R. Ac. Sc.*, t. 186, p. 93, 1928).
- MYERS (M. E.). — The life-histories of the Melanophyceae (*Univers. of California Public. in Botany*, 13, n° 4, p. 109-124, pl. 8-10, 1925).
- PASCHER (A.). — Über diploide Zwerggenerationen bei Phæophyceen (*Laminaria saccharina*) (*Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, 36, p. 246-253, 1918).
- PRINTZ (H.). — Über den Generations wechsel bei den *Alaria* der norwegischen Westküste (*Norsk. Vidensk. Selsk. Skrift. Trondjem*, p. 1-27, 1922).

- REINKE (J.). — Studien zur Vergleich. Entwicklungsgesch. der Laminariaceen. Kiel, 1903.
- RICARD (P.). — Les constituants glucidiques des Algues brunes (*Ann. Inst. Océan. et Thèse Paris*, 1930).
- SAUVAGEAU (C.). — Sur le développement et la biologie d'une Laminaire (*Saccorhiza bulbosa*) (*Comptes rendus Ac. Sc.*, t. 160, p. 445, Paris, 1915).
- Sur le début du développement d'une Laminaire (*Saccorhiza bulbosa*) (*Ibid.*, t. 161, p. 740, 1915).
- Sur les gamétophytes de deux Laminaires (*L. flexicaulis* et *L. saccharina*) (*Ibid.*, t. 162, 1916).
- Sur la sexualité hétérogamique d'une Laminaire (*Alaria esculenta*) (*Ibid.*, t. 162, 1916).
- Recherches sur les Laminaires des côtes de France (*Mém. de l'Acad. des Sc.*, p. 1-240, Paris, 1918).
- Utilisation des Algues marines (O. Doin, éd. Paris, 1920).
- SCHREIBER (E.). — Untersuch. über Parthenog. Geschlechtsbestimm. und Bastardierungs-vermögen bei Laminarien (*Planta. Arch. f. Wissensch. Bot.*, Bd. 12, H. 3, Berlin, 1930).
- Ueber die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung der Desmarestiaceen (*Zeitschr. f. Bot.* 25, p. 561-582, 12 fig., 1932).
- VINCENT. — Les Algues marines et leurs emplois agricoles, alimentaires, industriels (Paris, Baillière, 1924).
- WILLIAMS (I. L.). — The zoospores of the Laminariaceae and their germination (*Rep. Meet. british. Ass. adv. sc.*, 82. Dundee, 1912).
- The gametophytes and fertilization in *Laminaria* and *Chorda* (*Ann. of Bot.* 35, p. 603, 1921).
- YENDO (K.). — A Monograph of the genus *Alaria* (*Journ. coll. scient. imp. univers. Tokyo*, 43, p. 145, 1919).
- The germination and development of some marine Algae I. (*Bot. Magaz. Tokyo*, 33, p. 74-93, II, p. 171-184, 1919).

## DICTYOSIPHONALES.

- SAUVAGEAU (C.). — Sur un nouveau type d'alternance des générations chez les Algues brunes (*Dictyosiphon foeniculaceus*) (*Comptes rendus Ac. Sc.*, t. 164. Paris, 1917).
- Sur le développement de quelques Phéosporées (*Bull. de la Soc. biol. d'Arcachon*, t. 26, p. 253, 1929).

## DESMARESTIALES ET ARTHROCLADIALES.

- DANGEARD (P.). — La forme jeune du *Desmarestia Dudresnayi* (Lamx.) Sauv. (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1932).
- JANCZEWSKI (E.). — Observations sur l'accroissement du thalle des Phéosporées (*Mém. de la Soc. des Sc. nat. de Cherbourg*, 19, 1875).
- SAUVAGEAU (C.). — A propos de la rencontre du *Desmarestia Dudresnayi* Lamx. dans le golfe de Gascogne (*Rev. Alg.*, t. II, n° 1, 1925).
- Sur quelques Algues phéosporées de la rade de Villefranche (Alpes-Mar.) (*Bull. Stat. Biol. Arcachon*, 28, p. 7-168, 1931).

## SPOROCHNALES.

SAUVAGEAU (C.). — Sur un nouveau type d'alternance des générations chez les Algues brunes, les Sporochnales (*Comptes rendus Acad. Sc.*, t. 182, p. 361. Paris, 1926).

SAUVAGEAU (C.). — Sur l'alternance des générations chez le *Carpomitra Cabrerae* Kütz. (*Bull. Stat. Biol. Arcachon*, t. 23. Bordeaux, 1926).

— Sur le gamétophyte d'une algue phéosporée (*Nereia filiformis* Zan.) (*Comptes rendus Acad. Sc.*, t. 184, p. 1223. Paris, 1927).

— Sur l'alternance des générations chez le *Nereia filiformis* Zan. (*Bull. Stat. biol. d'Arcachon*, t. 24, p. 357. Bordeaux, 1927).

---

## CHAPITRE XVI

# PHÉOPHYCÉES (suite).

---

## II. — APLANOSPORÉES

### 1. TILOPTERIDALES

Les Algues brunes rangées parmi les Tiloptéridales sont peu nombreuses. Le genre *Tilopteris* est le plus connu et il s'y ajoute les *Haplospora*, Algues rares habitant les régions septentrionales. Le port du *Tilopteris Mertensii* (fig. 263) qui est commun à Wimereux et se rencontre aussi à Cherbourg, est celui d'un *Ectocarpus*. Les anciens auteurs le nommaient d'ailleurs *Ectocarpus Mertensii*.

La reproduction des Tilopteridées est encore à l'heure actuelle assez énigmatique, malgré les travaux importants qui leur ont été consacrés par REINKE, BORNET, SAUVAGEAU, NIENBURG, DAMMANN.

Il existe des sporanges uniloculaires et pluriloculaires et des sporanges d'une nature particulière, gros et indivis, producteurs de grosses spores ou monospores (fig. 263 m). C'est principalement au sujet de la nature de ces monospores que les avis diffèrent. KUCKUCK les considère comme des œufs ; cependant il est établi que ces éléments germent directement sans fécondation. C'est pourquoi SAUVAGEAU voit dans les monospores des propagules analogues à celles des Sphacélariées.

Cependant la réduction chromatique ayant été observée récemment par NIENBURG (1923) dans les monosporanges de l'*Haplospora globosa*, on doit en conclure que ces derniers correspondent à des tétrasporanges dont le contenu reste indivis. Après deux divisions réductrices du noyau de la cellule-mère, le contenu du sporange est mis en liberté sous forme d'une monospore à 4 noyaux qui germe en une plantule. Les monosporanges des Tilopteridales pourraient donc être envisagés comme des tétrasporanges « évolués », par suppression du cloisonnement entre les quatre noyaux haploïdes.

Le cycle évolutif toutefois n'est pas éclairci, car le développement d'une nouvelle génération aux dépens d'une monospore n'a pas été obtenu en culture et, d'autre part, l'état sexué de l'*Haplospora* n'est pas connu avec certitude dans la nature. Il existe bien une plante connue sous le nom de

*Scaphospora* fig. 264, c) qui a été décrite tout d'abord comme un genre indépendant, mais qui correspond sans doute à une phase du cycle évolutif de l'*Haplospora*, la phase sexuée. Le *Scaphospora* produit de grosses « monospores » à un seul noyau, qui représentent peut-être des œufs, mais dont la fécondation n'a pas été constatée.

D'après DAMMANN (1930), qui a étudié le *Tilopteris*, les monosporanges pourraient être le lieu de la réduction chromatique, mais leurs noyaux

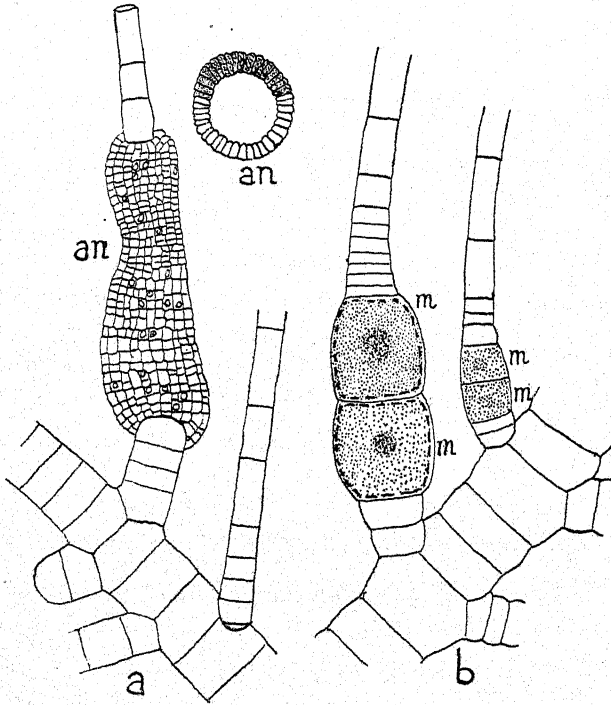


FIG. 263. — *Tilopteris Mertensii* Kütz. : a. Rameau porteur d'une anthéridie (an) et coupe transversale de l'anthéridie (an). — b. Rameau porteur de monosporanges (m) à deux états de leur développement,  $\times 225$  ; d'après BORNER (1891), simplifié.

resteraient habituellement indivis. L'auteur suppose qu'il existe, ou qu'il a existé autrefois, des monosporanges à 4 noyaux. Quant aux sporanges pluriloculaires qui se développent à l'arrière-saison, ils sont de deux sortes, c'est-à-dire à petites et à grandes logettes : ce seraient des gamétanges mâles et femelles. Ces vues sont encore assez hypothétiques, car la fécondation n'a pas été observée.

En résumé, ce que l'on connaît de la reproduction des Tiloptéridées semble indiquer qu'il s'agit d'Algues dont la sexualité a subi une régression et n'est conservée à l'heure actuelle qu'à l'état de vestiges. Les tétraspo-

ranges, n'ayant plus de raison d'être, demeurent indivis la plupart du temps et la reproduction a lieu par des monospores.

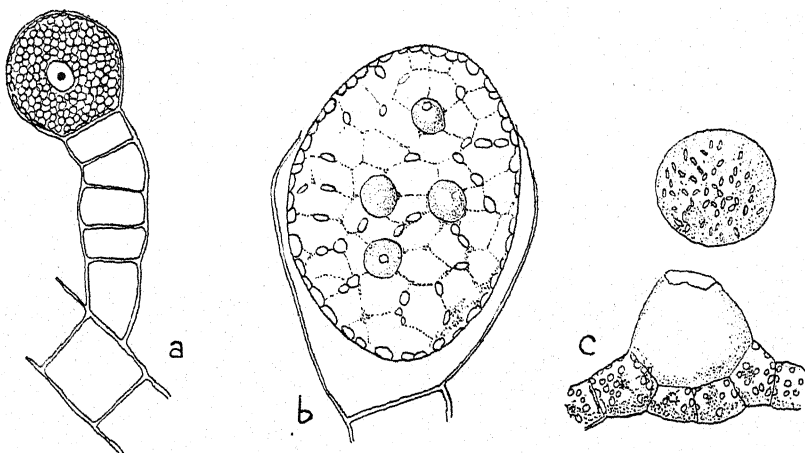


FIG. 264. — *Haplospora globosa* : a. Monosporange encore uninucléé. — b. Monospore à 4 noyaux, au moment de sa sortie du sporange. — c. Stade « *Scaphospora* » montrant l'émission d'une spore (œuf), d'après REINKE.

## 2. DICTYOTALES (Dictyotacées).

Les Dictyotacées sont représentées par un nombre assez restreint d'Algues brunes vivant de préférence dans les mers chaudes. Elles forment un groupe bien défini, très naturel, caractérisé surtout par leur thalle engendré régulièrement par une initiale ou un groupe d'initiales, au moins dans les plantes jeunes, et par leur reproduction par des œufs et par des spores dépourvues de motilité (aplanospores). L'existence d'une reproduction par spores immobiles a fait ranger autrefois les Dictyotacées dans la classe des *Acinétosporées* ; aujourd'hui l'importance de ce caractère est reconnu dans la classification des Phéosporées, proposée récemment par SETCHELL et GARDNER, où les Dictyotacées sont rapprochées des Tiloptéridales dans le cadre des *Aplanosporées* (voir à ce sujet p. 225).

Le *Dictyota dichotoma* (fig. 265) est la plus répandue des Dictyotacées dans les régions tempérées : c'est une Algue qui forme des touffes abondamment ramifiées par dichotomie, dont le thalle est aplati en rubans de largeur très variable. Le *Dictyota dichotoma* est très polymorphe et l'on distingue plusieurs variétés.

Le sommet des branches est occupé par une cellule initiale (fig. 266. i), en forme de lentille biconvexe, qui détache à sa base des segments courbes destinés à se cloisonner eux-mêmes ultérieurement en cellules plus petites. La disposition concentrique des segments se maintient jusqu'à une certaine distance du point de végétation. Dans le sens perpendiculaire à

l'aplatissement de la fronde, les divisions de l'initiale ont pour résultat la formation d'une lame moyenne composée de grandes cellules et de deux lames corticales formées de petites cellules plus colorées (fig. 266, b).

La ramification du thalle a lieu par une *dichotomie cratée*, c'est-à-dire qu'elle résulte d'une division de l'initiale elle-même qui se sépare en deux par une cloison axile et les deux initiales ainsi formées sont l'origine de deux nouvelles branches (fig. 266, c. d).

La reproduction a lieu par des spores et par des œufs. Chez le *Dictyota*

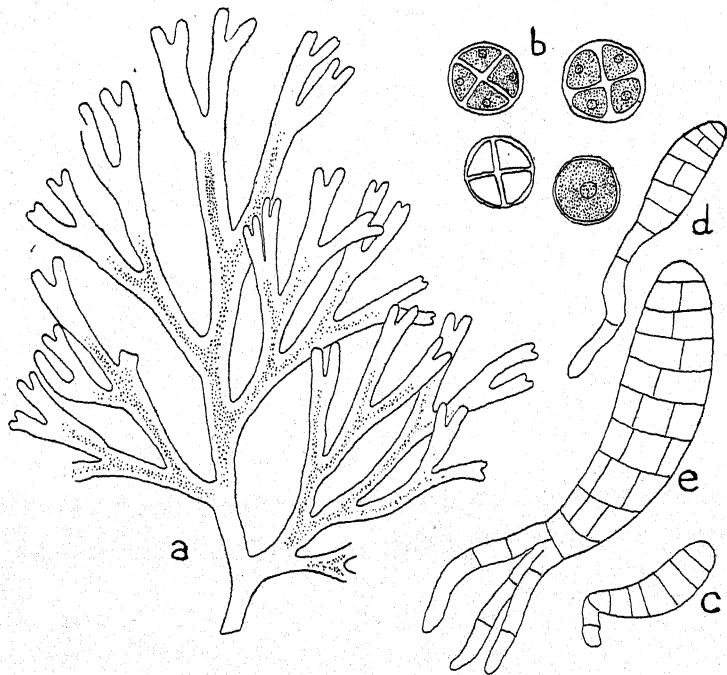


FIG. 265. — *Dictyota dichotoma*. Original : a. Fragment d'un pied porteur de tétrasporanges (pointillé) (4/5 gr. nat.). — b. Tétrasporanges et tétraspores,  $\times 120$ . — c., d., e. Plantules provenant de la germination des tétraspores,  $\times 120$ .

*dichotoma*, trois sortes de pieds sont connus : des pieds asexués et des pieds sexués mâles ou femelles. Les plantes asexuées portent à maturité des sporanges qui sont répartis par petits groupes sur les deux faces du thalle. Ces sporanges proviennent de certaines cellules superficielles qui se renflent énormément et détachent à leur base une petite cellule stérile.

La division du sporange donne naissance à quatre spores (fig. 265, b), séparées par des cloisons cruciales : ce sont des *tétraspores* formées avec réduction chromatique (WILLIAMS, MOTTIER). Le nombre des chromosomes passe de 32, chiffre diploïde, à 16, nombre haploïde. Les tétraspores, une fois mises en liberté, se développent immédiatement en un nouveau thalle.

Les plantes sexuées ne diffèrent pas des précédentes et les organes sexuels sont groupés en *sores* sous un revêtement cuticulaire commun (fig. 267). Pour leur formation, un certain nombre de cellules épidermiques placées côte à côte, se renflent et détachent à leur base chacune une cellule stérile. La cellule supérieure, dans le cas d'une plante femelle, devient un oogone (fig. *b*) ; dans le cas d'une plante mâle, elle se divise encore un grand nombre de fois et devient une anthéridie (fig. 268, *a*, *an*) à contenu peu coloré.

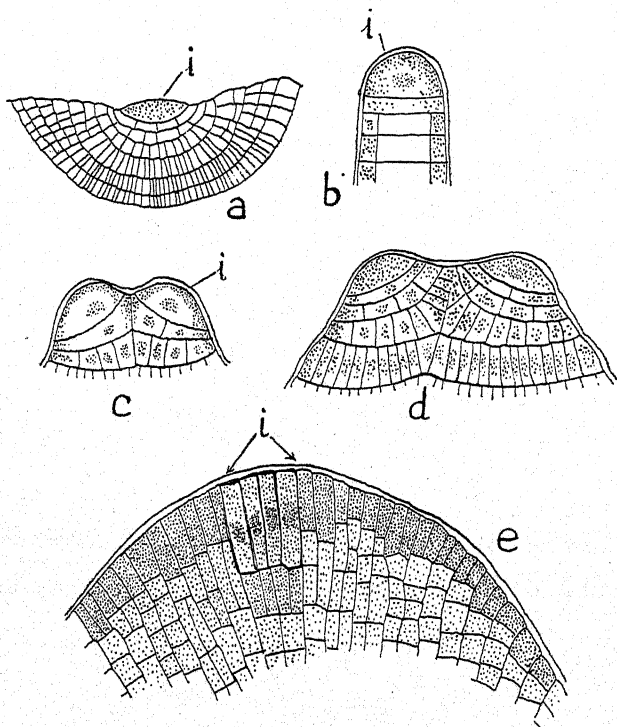


FIG. 266. — Thalle des Dictyotacées, d'après REINKE (1878). *Dictyota dichotoma* : *a*. Extrémité d'une branche montrant l'initiale (*i*),  $\times 153$ . — *b*. Coupe médiane dans cette extrémité,  $\times 260$ . — *c*, *d*. Deux stades de la dichotomie du thalle  $\times 260$ . — *Dictyopteris polypodioides* : *e*. Sommet d'une branche,  $\times 260$ .

Les anthérozoïdes (fig. 268, *c*) sont très petits, piriformes, pourvus d'un point rouge et d'un flagellum unique (WILLIAMS), mais peut-être un second flagellum, très réduit, a-t-il échappé à l'observation. Les oosphères (fig. 268, *b*) sont de grosses cellules nues, dépourvues de motilité, dont la fécondation se fait après la déhiscence de l'oogone. Ces phénomènes sont soumis à une sorte de rythme périodique en relation avec les marées de quinzaine, ou plus ou moins indépendant des conditions extérieures.

D'après les cultures réalisées par HOYT, la germination des oosphères produit des individus asexués, c'est-à-dire des sporophytes ; la germina-

tion des tétraspores engendre au contraire des plantes sexuées. Il existe donc une alternance des générations régulière entre sporophytes et gaméphytes morphologiquement semblables, mais différant par le nombre des chromosomes.

Comme dans les exemples analogues, des irrégularités peuvent intervenir, mais elles sont plus exceptionnelles que dans les autres groupes, surtout chez les *Dictyota*. Chez certains individus de *Dictyota dichotoma*, REINKE

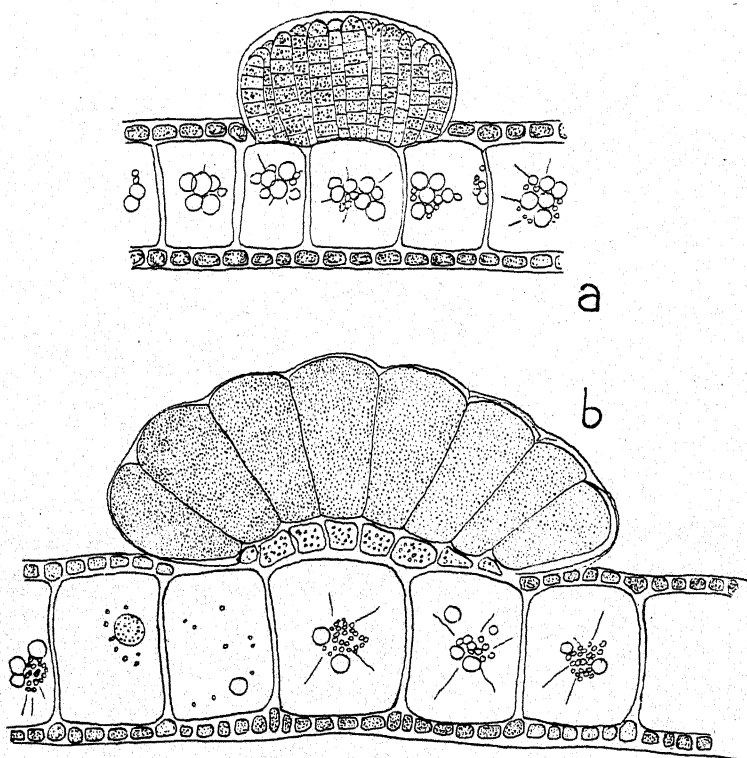


FIG. 267. — *Dictyota dichotoma*, d'après THURET et BORNET (1878) :  
 a. Coupe du thalle passant par un groupe de poils,  $\times 225$ . — b.  
 Coupe d'un thalle femelle passant par un groupe d'oögones,  $\times 225$ .

a décrit le développement de la cellule mère d'un sporange en plantule (avant la division en tétrade). Le fait se produit aussi chez le *Padina pavonia*. Il s'agit d'un simple cas de prolifération, d'ailleurs rare et qui n'a pas été suivi jusqu'à la production d'une plante adulte.

Ce qui est rare chez les *Dictyota* et les *Padina*, semble assez fréquent par contre chez un autre genre, le *Taonia*. D'après des recherches récentes (ROBINSON W., 1932), le *Taonia atomaria* présenterait fréquemment des exemples d'une germination à partir du contenu non divisé du tétrasporange.

Les plantules qui dérivent ainsi d'un tétrasporange se montrent, en culture, plus vigoureuses que celles qui proviennent des tétraspores. Il est vraisemblable que le premier type de plantules est très fréquent dans la nature et que les plantes tétrasporangifères peuvent se propager ainsi les unes à partir des autres. Ceci expliquerait la grande rareté des thalles sexués constatée chez cette espèce.

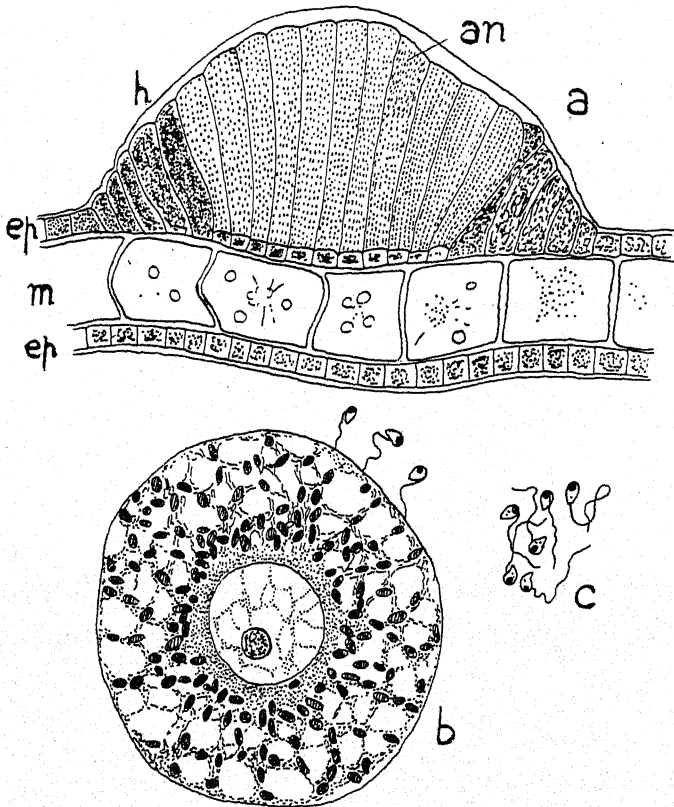


FIG. 268. — *Dictyota dichotoma* : a. Coupe dans un groupe d'antheridies, d'après REINKE (1878),  $\times 260$  : (an) antheridie ; (h) enveloppe ; (ep) cellules superficielles ; (m) couche moyenne du thalle. — b. Œuf au moment de la fécondation. — c. Anthérozoïdes libres, d'après WILLIAMS.

Le *Padina pavonia* a présenté au contraire la réduction chromatique normale dans les tétrasporanges (CARTER, 1927).

Les principales Dictyotacées des côtes de France sont ; en dehors des *Dictyota*, les *Padina pavonia* (fig. 269, b), *Taonia atomaria* et *Dictyopteris polypodioides* (fig. 269, a). Cette dernière Algue possède un thalle qui est assez analogue à celui d'un *Fucus* et présente des nervures, mais il est plus mince et beaucoup plus altérable que celui d'un *Fucus*. Il dérive d'initiales placées

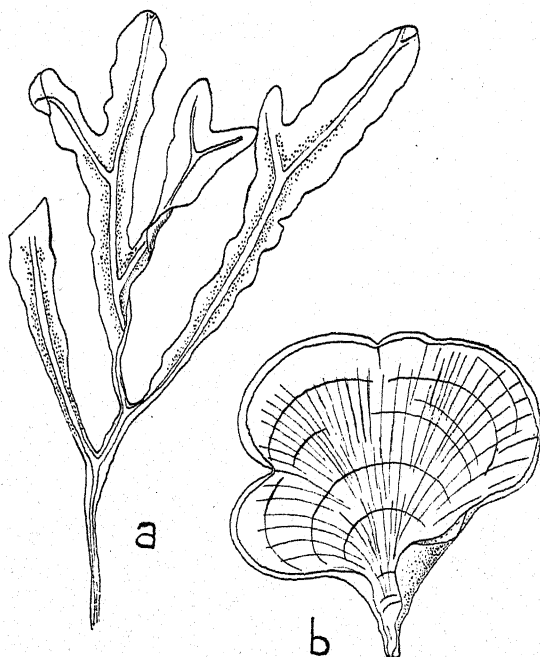


FIG. 269. — a. *Dictyopteris polypodioides*. (9/10 gr. nat.). b. *Padina pavonia*. Original (9/10 gr. nat.).

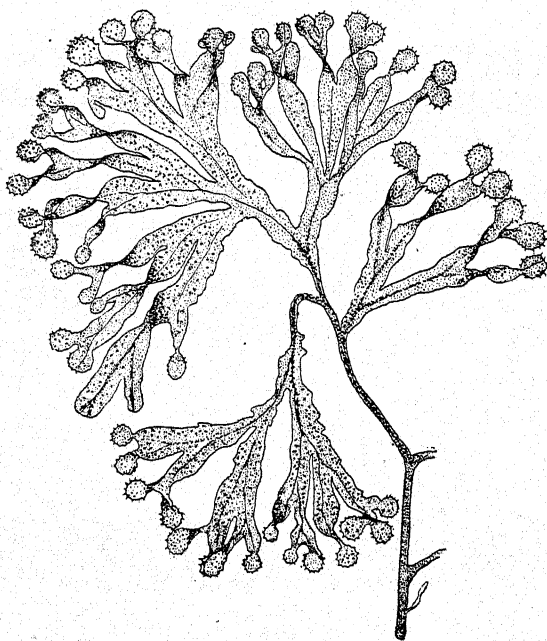


FIG. 270. — *F. platycarpus* Thuret var. *spiralis* SAUVAGEAU. 1/2 gr. nat. d'après SAUVAGEAU (1908).

au sommet des ramifications. Les *Padina* et les *Taonia* ne présentent d'initiales distinctes que dans le jeune âge et, lorsque ces dernières ont terminé leur fonctionnement, l'accroissement se fait par les divisions des cellules placées au bord libre de la fronde.

### III. — CYCLOSPORÉES

#### FUGALES (Fucacées).

##### CARACTÈRES GÉNÉRAUX ET REPRODUCTION.

Les Fucacées sont les plus connues des Algues brunes par suite de leur abondance sur les côtes rocheuses, où elles forment diverses associations généralement dans la zone de balancement des marées. Elles se fixent en un manteau épais sur les murs des quais, dans les ports, car elles préfèrent les endroits abrités et disparaissent presque totalement sur les récifs exposés.

Les Fucacées habitent de préférence les régions froides et tempérées et leur plus beau développement a lieu le long des rivages à marées. Dans les mers chaudes elles sont représentées surtout par les deux genres *Cystoseira* et *Sargassum*. Sur nos côtes de l'Atlantique et de la Manche s'observent les *Fucus*, *Ascophyllum*, *Pelvetia*, *Himanthalia*, *Hali-drys*, *Cystoseira*.

Le *Fucus vesiculosus* (fig. 271), ou Varec, est une Algue atteignant plusieurs décimètres, à frondes plates parcourues par des nervures saillantes, ramifiées par dichotomie et s'étageant à partir d'une base de fixation adhérent for-

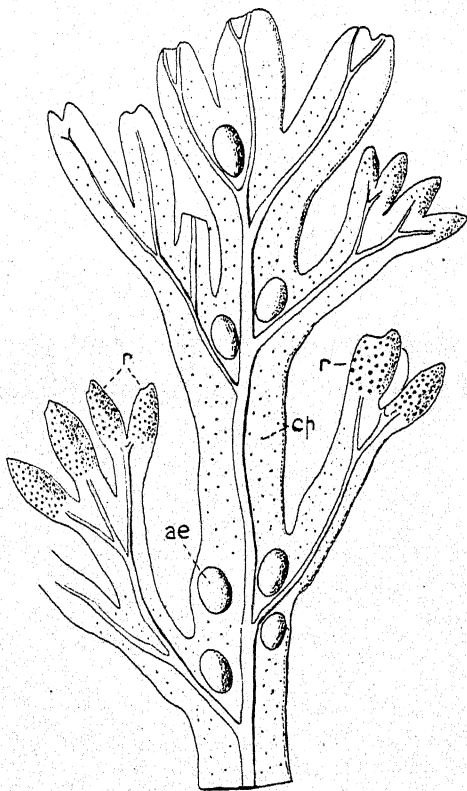


FIG. 271. — *Fucus vesiculosus* (2/3 gr. nat.).  
Original : (ae) aérocyste ; (r) réceptacles ;  
(cp) cryptes pilifères.

tement au substratum. Dans la forme typique, des vésicules remplies d'air qu'on appelle des *aérocystes* (ae) et qui servent de flotteurs sont dis-

posées de place en place, surtout dans l'angle de bifurcation des nervures.

Le développement des tissus se fait par le moyen d'initiales uniques situées au sommet de chacune des branches (fig. 272, *ap*). Chacune de ces initiales a la forme d'un tronc de pyramide à quatre pans et elle présente une certaine ressemblance avec les cellules analogues des Mousses et des Fougères.

Le contenu de la cellule initiale ne diffère pas sensiblement de celui d'une cellule assimilatrice ordinaire du thalle : on y trouve un noyau, des phéoplastes, du fucosane et des cytosomes granuleux (MANGENOT). Les tissus engendrés par l'initiale se différencient en cellules corticales colorées et cellules profondes ou médullaires allongées et presque incolores, entremêlées les unes avec les autres. Les éléments allongés sont surtout développés au niveau des nervures ; comme chez les Laminaires, ils jouent sans doute un rôle conducteur et présentent des cloisons transversales criblées (WILLE, 1885).

Les cellules superficielles se distinguent par l'abondance du fucosane et la petitesse des vacuoles proprement dites que l'on peut observer au moyen

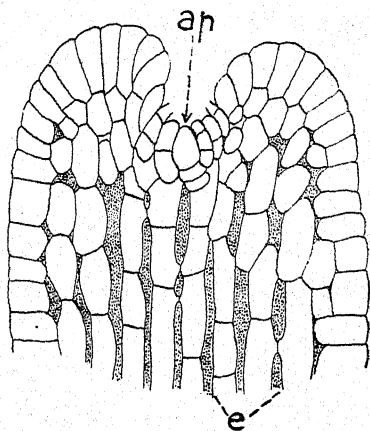


FIG. 272. — *Fucus vesiculosus*. Coupe longitudinale médiane dans le sommet d'une très jeune plantule, d'après OLTSMANN : (*ap*) cellule apicale ; (*e*) membranes gélifiées.

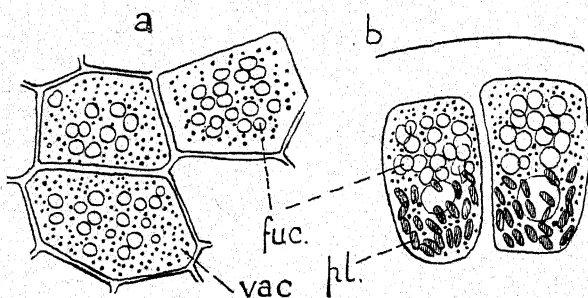


FIG. 273. — *Pelvetia canaliculata*. Cellules superficielles du thalle : (*a*) Vues de face. — (*b*) Vues en coupe : (*vac*) vacuoles du vacuome ; (*fuc*) globules de fucosane ; (*pl*) plastides situés dans la région profonde de la cellule. Original,  $\times 1.350$ .

de colorations vitales au bleu de crésyl : alors que le fucosane se teint en vert-bleu, le vacuome apparaît sous forme de grains minuscules colorés en violet. Cet état du vacuome, qui se retrouve chez les *Pelvetia* et les *Asco-*

*phyllum*, est sans doute en relation avec la capacité de résister à la dessiccation offerte par ces Fucacées (P. DANGEARD, 1930).

Le thalle est creusé de place en place de très petites cavités tapissées de poils qui s'ouvrent à l'extérieur par un orifice étroit : ce sont des cryptes pilifères (fig. 271, cp).

La reproduction des *Fucus* se fait par des œufs, nés de la fusion d'oosphères libres avec des anthérozoïdes motiles très petits et le rôle des gamètes mâles fut démontré dans cet exemple pour la première fois dans les célèbres expériences de THURET (1853) qui précéderent de peu les observa-

tions de PRINGSHEIM (1855) sur la fécondation des *Vaucheria* et des *Edogonium*. Il n'existe pas chez les *Fucus* d'autre mode reproducteur, si l'on excepte les cas de multiplication végétative par fragmentation.

Le *Fucus vesiculosus* est dioïque et les pieds mâles et femelles se distinguent facilement les uns des autres à l'époque de la reproduction. Les premiers ont les extrémités de leurs rameaux fructifères (réceptacles) colorées en orangé, tandis que les individus femelles ont des réceptacles de couleur olivâtre. Le *F. platycarpus* est au contraire

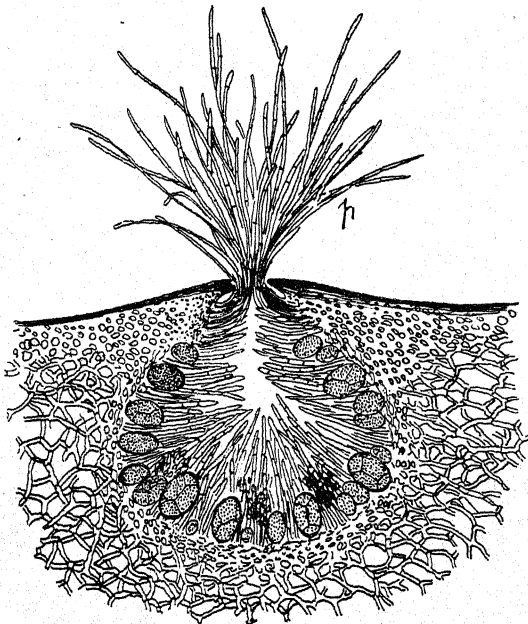


FIG. 274. — Coupe dans un conceptacle hermaphrodite de *Fucus platycarpus* Thuret, d'après THURET (1854) : (p) bouquet de poils sortant par l'ostiole.

hermaphrodite et possède des conceptacles bisexués. Lorsqu'on examine une coupe en travers de l'un de ces réceptacles (fig. 274), on y reconnaît, creusées au milieu d'un tissu pseudo-parenchymateux très gélifié, de nombreuses cavités hémisphériques remplies de corps reproducteurs et communiquant avec l'extérieur par un orifice étroit (ostiole). Ces sortes de cryptes sont les *conceptacles*, qui correspondent à des invaginations de l'épiderme dont les cellules se différencient ultérieurement en gamètes mâles ou femelles. L'histoire du développement de ces cryptes montre qu'elles sont homologues des cryptes pilifères, de nature purement végétative, qui abondent en des points quelconques du thalle.

Les conceptacles femelles de *F. vesiculosus* renferment, mélangées à de

nombreux poils stériles unisériés et non ramifiés, des oogones à divers états de développement.

L'oogone jeune (fig. 275, *ab*) est constitué par une cellule renflée, uninucléée, supportée par une cellule courte ou cellule basale, le tout ayant l'origine et la valeur d'un poil différencié.

A maturité, l'oogone apparaît cloisonné en huit cellules dont chacune deviendra une oosphère (*oo*). La déhiscence de l'oogone se fait en plusieurs phases et elle aboutit à la mise en liberté des oosphères dans l'eau de mer (fig. 276). L'oogone se libère tout d'abord de sa paroi la plus extérieure (*exochiton*) qui demeure au fond du conceptacle, tandis que l'oogone se détache, encore entouré des parois plus internes (*a*, *b*, *c*,) (*mesochiton* et *endochiton*) ; ces dernières ne tardent pas à se gélifier, puis finalement à se dissoudre au contact de l'eau de mer. Les oosphères mises en liberté (*e*) sont des cellules dépourvues de membrane, de 100  $\mu$  de diamètre environ, dont le contenu dense est obscurci par des matériaux de réserve abondants (fucosane, corps gras) et par de nombreux phéoplastes ; elles contiennent en leur centre un gros noyau.

Les conceptacles mâles ont leurs parois tapissées par des poils rameux (fig. 278 *a*)

extrêmement touffus, dont certaines cellules, disposées comme des rameaux courts, évoluent en anthéridies (*an*). Au début, le gamétange mâle est une simple cellule uninucléée ; ensuite des divisions nucléaires interviennent, sans que des cloisons apparaissent entre les nouveaux noyaux ; les phéoplastes se multiplient également dans l'anthéridie et leur coloration

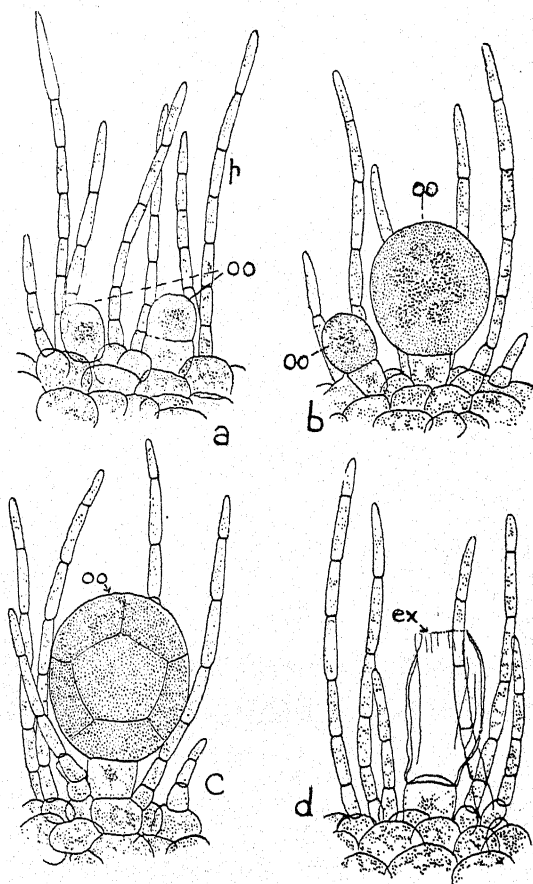


FIG. 275. — Développement de l'oogone de *Fucus vesiculosus*, ( $\times 144$ ), d'après THURET (1854) : *a*. Deux oogones très jeunes, (*oo*) fixés sur la paroi du conceptacle et entourés de poils stériles (*p*). — *b*. Oogones plus âgés. — *c*. Oogone mûr divisé en 8 oosphères (6 d'entre elles sont visibles). — *d*. Oogone dont le contenu s'est libéré de l'*exochiton* (*ex*).

persiste tout d'abord (fig. 277, *a, b, c*). Les divisions se poursuivent dans l'antheridie, jusqu'au stade où 64 anthérozoïdes sont formés et où le corps de chacun d'eux s'isole par une mince cloison albuminoïde. Auprès de chaque noyau s'observe une mince bandelette colorée en rouge orangé par du carotène (fig. 277, *c*) qui doit être regardée comme une différenciation d'un plaste persistant ainsi jusque dans l'anthérozoïde mûr. Dans le conceptacle mâle mûr, les antheridies sont évacuées au dehors par l'ostiole, enveloppées d'une matière mucilagineuse et, au contact de l'eau de mer, les anthérozoïdes deviennent libres par suite de la dissolution de la membrane de l'antheridie se produisant à son sommet.

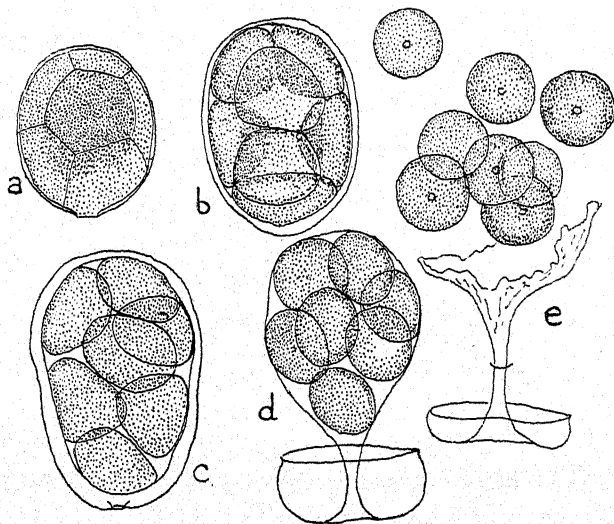


FIG. 276. — Oogone de *Fucus vesiculosus* et mise en liberté des oosphères,  $\times 144$ ; d'après THURET (1854). L'oogone étant placé dans l'eau de mer, les oosphères se dégagent de leurs enveloppes (stades *a, b, c, d, e*).

L'anthérozoïde des *Fucus*, décrit pour la première fois par THURET (1854) (fig. 277, *d, e*), n'a que  $5\ \mu$  de longueur environ; il est piriforme, pourvu d'un point rouge (1) et un peu aplati du côté où sont attachés les deux cils inégaux, dirigés en sens inverse l'un de l'autre. La disposition des cils rappelle celle des zoospores des Phéosporées, mais, dans l'anthérozoïde des Fucaées, le plus grand cil est dirigé en arrière, tandis que l'inverse a lieu pour les zoospores.

Le point rouge (*st*) dérive, comme nous l'avons vu, d'un plaste: il se compose d'une petite plaque, creusée en gouttière et colorée en jaune, portant le pigment caroténien rouge-orangé. Le reste du corps de l'anthérozoïde est totalement incolore. Malgré de nombreux travaux, les avis diffèrent

1. Rarement se rencontrent 2 points rouges (THURET).

au sujet de l'importance exacte qu'y tient le noyau par rapport au protoplasme. Les uns (STRASSBÜRGER, BEHRENS, RETZIUS, MEVES), pensent que la presque totalité du corps de l'anthérozoïde se compose de substance nucléaire. D'après KYLIN, GUIGNARD, MANGENOT, le noyau est relativement petit et le protoplasme peut renfermer diverses inclusions. Il est difficile de se prononcer à l'heure actuelle, car les observations de MANGENOT, les dernières en date, ne semblent pas décisives. Le travail de MEVES

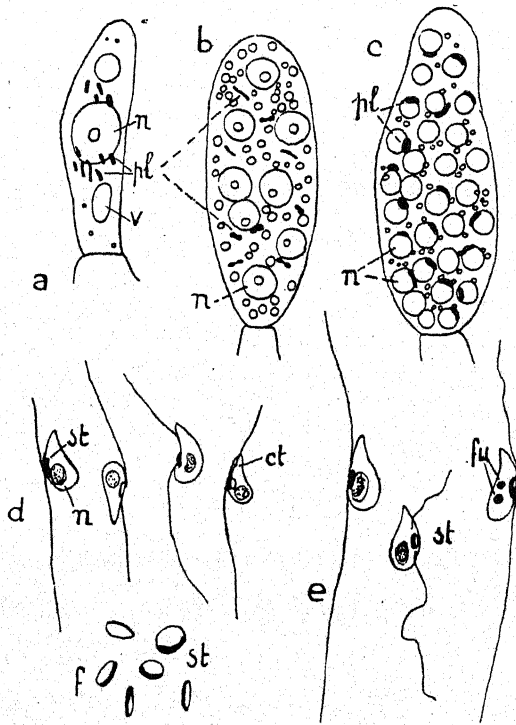


FIG. 277. — Original : a., b., c. Stades successifs du développement de l'anthéridie de *Fucus vesiculosus* : (n) noyau, (pl) plastides ; (v) vacuoles,  $\times 1.350$ . — d. Quatre anthérozoïdes de *Fucus vesiculosus* fixés et colorés : (st) stigma ; (ct) centrosome. (n) noyau, ou plutôt, suivant l'interprétation de MEVES, nebenkern ; (fu) fuco-sane  $\times 1.350$ . — f. Stigmas, ou points rouges, isolés,  $\times 1.350$ .

(1918), d'une technique très soignée, inspire confiance. On doit d'ailleurs à MEVES d'avoir précisé le mode d'insertion des flagellums et d'avoir découvert les centrioles. L'anthérozoïde des Fucacées diffère donc sensiblement d'une zoospore par sa structure. Il manque en outre de pigment assimilateur.

La fécondation chez les *Fucus* est un cas typique d'oogamie : les anthérozoïdes s'amassent autour des oosphères (fig. 27b, c) attirés sans doute par chimiotactisme et, s'ils sont assez nombreux, ils peuvent lui imprimer un mouvement de rotation. Ce mouvement cesse dès qu'un anthérozoïde a pénétré

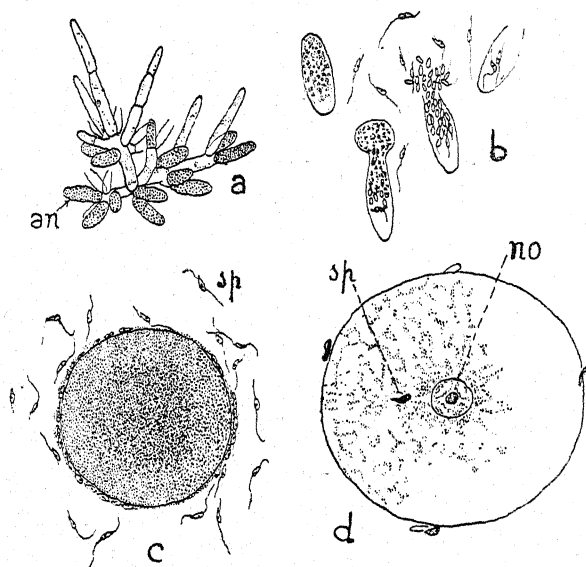


FIG. 278. — *Fucus vesiculosus* d'après THURET (1854) : a. Poil rameux d'un conceptacle mâle,  $\times 144$  (an) : anthéridie. — b. Anthéridies isolées mettant en liberté les anthérozoïdes,  $\times 300$ . — c. Fécondation de l'oosphère par les anthérozoïdes (sp),  $\times 300$ . — d. Fécondation montrant le noyau mâle (sp) au voisinage du noyau femelle, d'après FARMER.

dans l'oosphère (fig. d) car, à partir de ce moment là, les anthérozoïdes non utilisés se dispersent.

L'anthérozoïde apporte à l'œuf, non seulement un noyau qui fusionne avec le noyau de l'oosphère, mais un centrosome qui joue un rôle dès la première division de l'oosphère fécondée (YAMANOUCHI). Ce centrosome a d'ailleurs été mis en évidence par les cytologistes dans l'anthérozoïde mûr (MEVES), ou, plus exactement, on y a décrit deux centrioles sur lesquels s'attachent les flagellums.

L'œuf s'entoure d'une membrane cellulosique peu après la fécondation, puis il germe (fig. 279, a, b etc...) et la première indication de cette germination est l'apparition, à l'un des pôles de l'œuf, d'une protubérance qui s'allonge en un tube et donne le premier rhizoïde. L'axe de la plantule est ainsi déter-

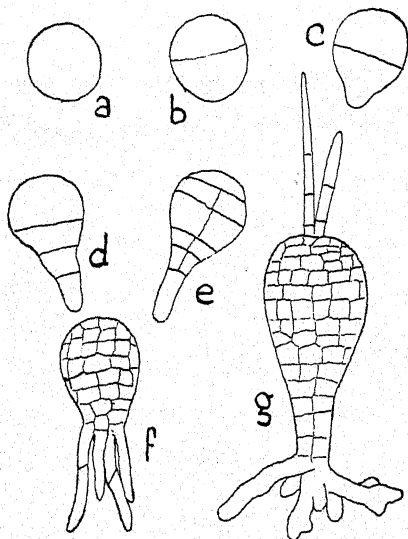


FIG. 279. — *Fucus vesiculosus* L. d'après THURET (1854). — Premiers stades du développement de l'œuf fécondé (a) en une plantule (g),  $\times 144$ .

en un tube et donne le premier rhizoïde. L'axe de la plantule est ainsi déter-

miné de bonne heure, environ une douzaine d'heures après la fécondation et il est prouvé que la lumière a une influence décisive sur cette orientation : le rhizoïde se développe en effet du côté opposé à la direction du rayon lumineux (ROSENGINGE, NIENBURG).

La première cloison de l'œuf est perpendiculaire à l'axe de la plantule et, à partir de ce moment, les cloisonnements se succèdent rapidement de telle sorte qu'ils produisent un massif cellulaire (f) fixé à sa base par de nombreux rhizoïdes. Le développement se poursuit et il aboutit à de petites plantules analogues à celles qui abondent à certaines époques de l'année sur les rochers de la côte et qui présentent déjà la plupart des traits caractéristiques des *Fucus* adultes (THURET, 1854)).

#### CYCLE DE DÉVELOPPEMENT.

La formation des gamètes chez les Fucacées est précédée par la réduction chromatique, comme l'ont établi STRASBURGER et YAMANOUCHI. Le stade haploïde est donc très court et le *Fucus* sexué représente un état diploïde : les Fucacées sont des *diplontes* et il n'est pas possible de parler d'une alternance de formes dans ce groupe. Le cas des *Fucus* a été comparé à celui des Plantes supérieures chez lesquelles la diplophase présente une grande extension également. A ce propos il faut noter que la nature sporophytique de la diplophase, très apparente chez les Végétaux supérieurs se présente beaucoup moins nettement avec ce caractère chez les Fucacées et que l'haplophase, ou stade gamétophytique, se réduit chez ces dernières aux gamétanges eux-mêmes. On arrive à cette conclusion curieuse, que les *Fucus* sont plus évolués, en ce qui concerne l'alternance des générations, que les Phanérogames elles-mêmes.

Les grandes lignes du développement que nous avons décrit s'appliquent à toutes les Fucacées et la reproduction y présente des caractères assez uniformes. Les principales variations se rencontrent au cours du développement de l'oogone dans lequel ne se forment pas toujours 8 oosphères comme chez les *Fucus*. Ce nombre est réduit assez souvent et il est de 4 seulement chez l'*Ascophyllum nodosum* (fig. 280, a), de 2 chez le *Pelvetia canaliculata*

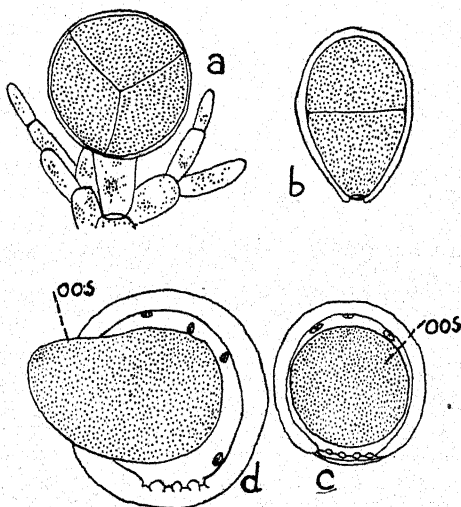


FIG. 280. — Oogones de Fucacées : a. *Ascophyllum nodosum*. — b. *Pelvetia canaliculata* d'après THURET (1878). — c., d. *Himantothalia lorea* d'après OLTMANN : (oos) oosphère.

*culata* (fig. 280, b). Chez les *Himanthalia* (fig. d) et les *Cystoseira*, une seule oosphère est formée dans l'oogone. Ces variations sont dues à ce qu'un certain nombre des noyaux formés dans l'oogone dégèrent, tandis que les noyaux restants deviennent seuls des noyaux d'oosphères. SAUVAGEAU a montré que les noyaux inutilisés peuvent exceptionnellement être fécondés (*Cystoseira*).

#### PRINCIPAUX TYPES DE FUCACÉES.

Les *Fucus* des régions tempérées d'Europe sont représentés par cinq ou six espèces, assez difficiles parfois à distinguer les unes des autres ; leurs caractères sont les suivants :

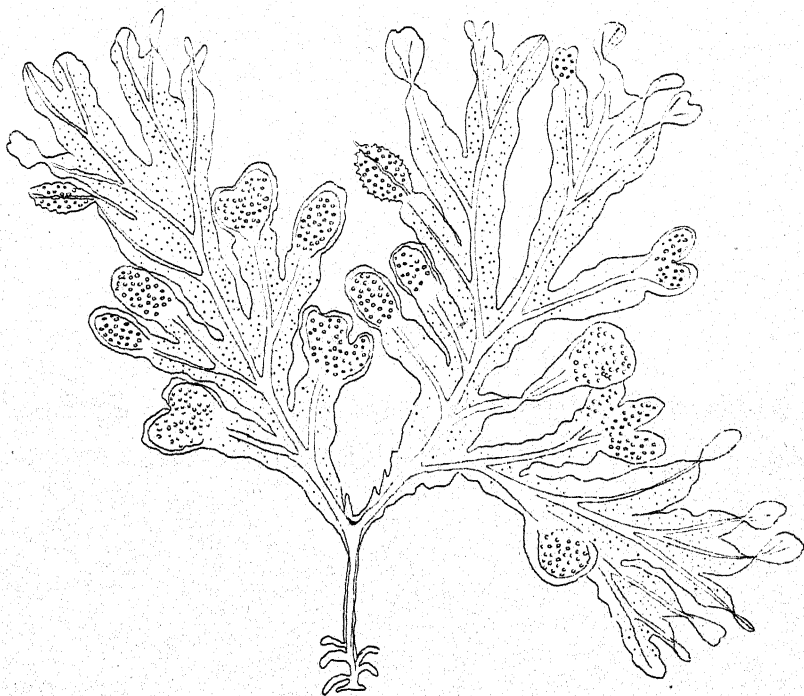


FIG. 281. — *Fucus platycarpus* Thuret, d'après SAUVAGEAU (1908). 3/5 gr. nat.

1. *Fucus vesiculosus* (fig. 271). Espèce pourvue généralement d'aérocystes, à réceptacles ovales ou allongés, dioïque.

2. *Fucus platycarpus* (fig. 281). Espèce toujours dépourvue d'aérocystes, présentant parfois des boursouflures irrégulières remplies d'air, à réceptacles aplatis, vésiculeux, à contour arrondi, présentant ordinairement une marge nette ; hermaphrodite. Cette espèce vit à un niveau plus élevé que la précédente. On en distingue une variété *spiralis* (fig. 270).

3. *Fucus serratus* (fig. 282). Espèce à thalle denté en scie sur les bords, à réceptacles aplatis peu distincts du reste de la fronde ; dioïque. Vit au-dessous du *F. vesiculosus*.

4. *Fucus ceranoides* : Espèce vivant dans les eaux saumâtres, presque

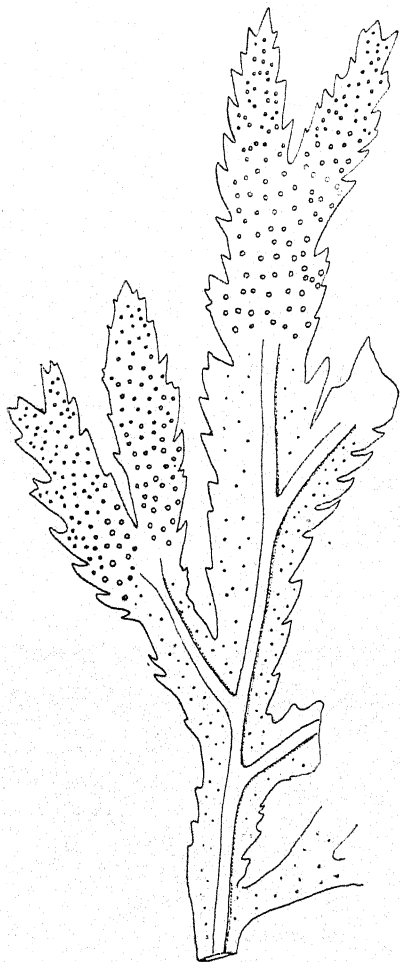


FIG. 282. — *Fucus serratus*. Original 2/3 (gr. nat.).

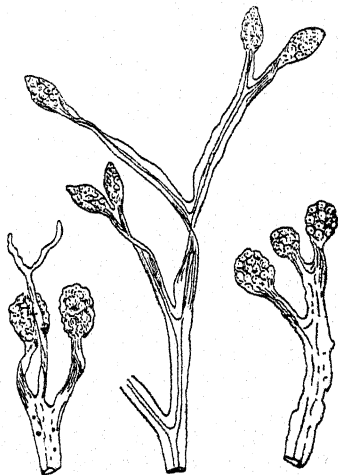


FIG. 283. — *Fucus lutarius*. Extrémités des frondes fertiles, d'après LAMI (1931); 9/10 gr. nat.

douces, dans les estuaires, sur les bords des rivières remontées par le flot; en général dioïque.

5. *Fucus lutarius* (fig. 283). Cette espèce vit sur la vase dans laquelle sa base s'enfonce, mais sans se fixer sur un support résistant. Ce *Fucus* a été signalé en un petit nombre de localités (Iles Chausey, Bréhat, Terrénès près de Roscoff, Arcachon, etc.).

Certaines espèces de *Fucus* sont sujettes à de nombreuses variations, par exemple le *Fucus vesiculosus*, le *F. platycarpus*, le *F. inflatus*. Cer-

taines variétés sont dues probablement aux conditions de milieu, comme c'est le cas pour le *Fucus vesiculosus vesiculosus* qui habite sur les récifs battus par la mer. Il peut y avoir des hybrides entre *Fucus* voisins, ce qui contribue peut-être, dans la nature, à créer des formes intermédiaires entre deux espèces voisines. La possibilité de l'hybridation existe et celle-ci a été réalisée à plusieurs reprises par THURET, KNIPEP, etc... mais les plan-

tules obtenues n'ont été suivies que dans les premiers stades de leur développement (voir p. 415).

L'hybrication a même pu artificiellement être obtenue entre le *Fucus vesiculosus* femelle et l'*Ascophyllum nodosum* mâle (WILLIAMS).

Les Fucacées les plus intéressantes à connaître, en dehors des *Fucus*, sont

l'*Ascophyllum nodosum* (fig. 284) dont les réceptacles se forment à l'extrémité de petits rameaux latéraux ; le thalle porte de place en place des aérocytes volumineux ; c'est une espèce dioïque qui fructifie pendant les mois d'hiver. Alors que l'*Ascophyllum* vit en compagnie du *Fucus vesiculosus*, au niveau moyen de la marée, le *Pelvetia canaliculata* (fig. 285) est caractéristique d'un niveau très élevé où il lui arrive de rester plusieurs jours complètement à sec. Il fructifie pendant l'été et il est dioïque.

La plupart des Fucacées de nos côtes sont cantonnées à un niveau bien défini comme le *Pelvetia canaliculata* et les divers *Fucus*. C'est ainsi que l'*Himanthalia lorea* caractérise la zone intermédiaire entre le domaine du *Fucus serratus* et celui des Laminaires. Dans cette espèce (fig. 286) la partie stérile du thalle est réduite à une cupule pédicellée assez petite (d) et la plante presque entière est formée par les réceptacles fructifères en lanières (f) qui dépassent parfois

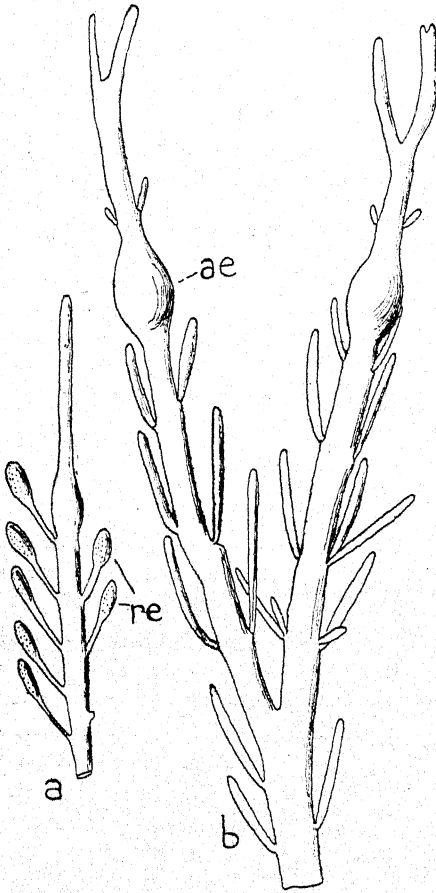


FIG. 284. — *Ascophyllum nodosum* : a. Rameau portant des réceptacles jeunes (re). — b. Rameau stérile avec des flotteurs (ae), 2/3 gr. nat. Original.

3 mètres de longueur. Dans la même zone, mais plus localisé, s'observe le *Bifurcaria tuberculata*. Ce dernier habite aussi les cuvettes, à un niveau élevé, dans les endroits battus. Plus bas encore, dans la zone des Laminaires, où il découvre rarement, se rencontre l'*Halidrys siliquosa* (fig. 287) aux rameaux aplatis et aux flotteurs cloisonnés. Cette espèce et la précé-

dente nous conduisent au voisinage de deux genres importants, les *Cystoseira* et les *Sargassum*.

Les *Cystoseira* (fig. 288) ont une ramification buissonnante, dans laquelle on peut distinguer des branches latérales et un axe principal. Ce dernier est souvent gros et relativement court et les branches latérales s'en élèvent, se ramifient, et portent dans leurs parties terminales les aérocytes et les fructifications. Assez souvent certains rameaux sont aplatis, ou bien ils se terminent par des épines à leur extrémité. La plupart des *Cystoseira* sont pérennants ; à la fin de la période de végétation, les ramifications se détachent et seul l'axe principal demeure, avec la base des rameaux, d'où peuvent repartir ensuite de nouveaux bourgeons.

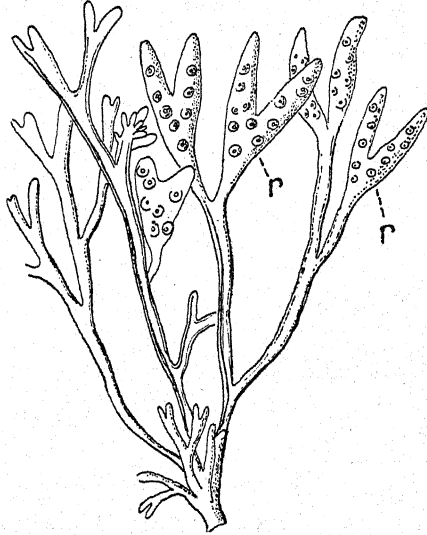


FIG. 285. — *Pelvetia canaliculata*. Original 9/10 (gr. nat.) : (r) réceptacle.

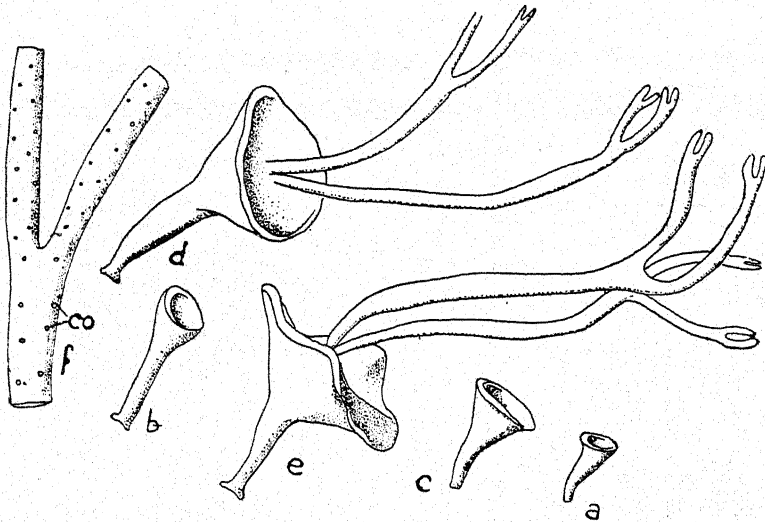


FIG. 286. — *Himanthalia lorea* : a., b., c. Jeunes plantes. — d., e. Individus portant des lanières fructifères encore peu développées. — f. Fragment d'une lanière adulte (réceptacle) : (co) ostioles (2/3 gr. nat.). Original.

Les *Cystoseira* sont représentés en Méditerranée et dans les mers chaudes

du globe par de nombreuses espèces, souvent très difficiles à distinguer les unes des autres (voir à ce sujet SAUVAGEAU). Plusieurs *Cystoseira* ont un

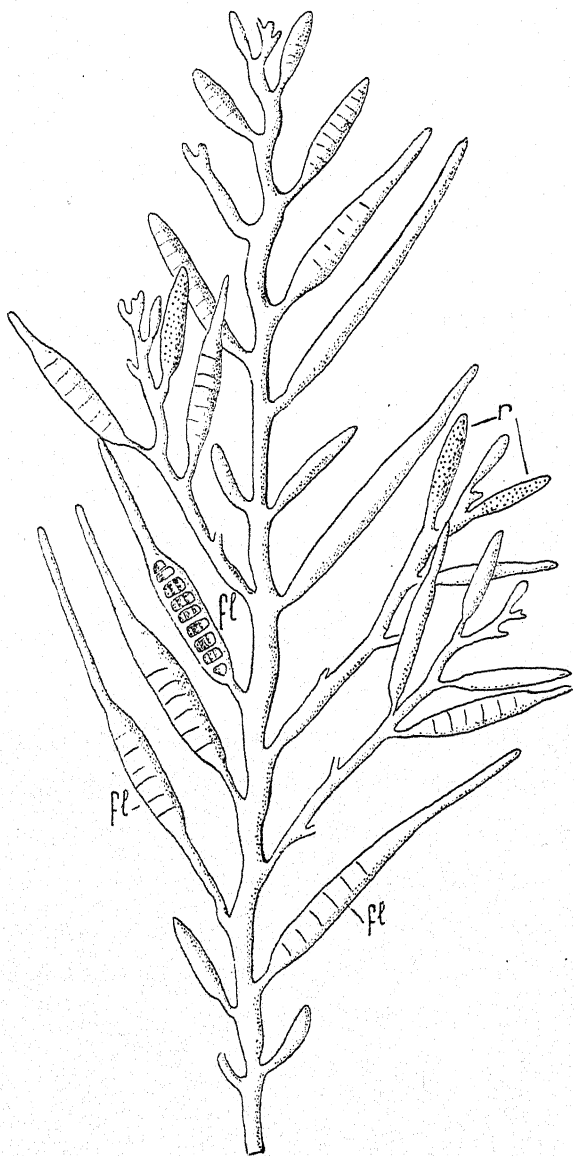


FIG. 287. — *Halidrys siliquosa*. Original. Extrémité d'une branche portant des réceptacles (r) et des aérocystes (fl), dont l'un est sectionné pour montrer les chambres lacuneuses (3/4 gr. nat.).

éclat vert ou bleu, surtout visible dans l'eau (iridescence) (voir à ce sujet, p. 380).

Les Sargasses (fig. 290) sont, plus encore que les *Cystoseira*, des Fucacées de mers chaudes. Elles ne sont pas rares sur les côtes méditerranéennes. On ne les trouve sur les côtes de la Manche et de l'Atlantique qu'à l'état d'épaves. Elles présentent un aspect très différencié, avec leurs rameaux aplatis qui ressemblent à des feuilles (*r*) et leurs flotteurs sphériques (*ac*)

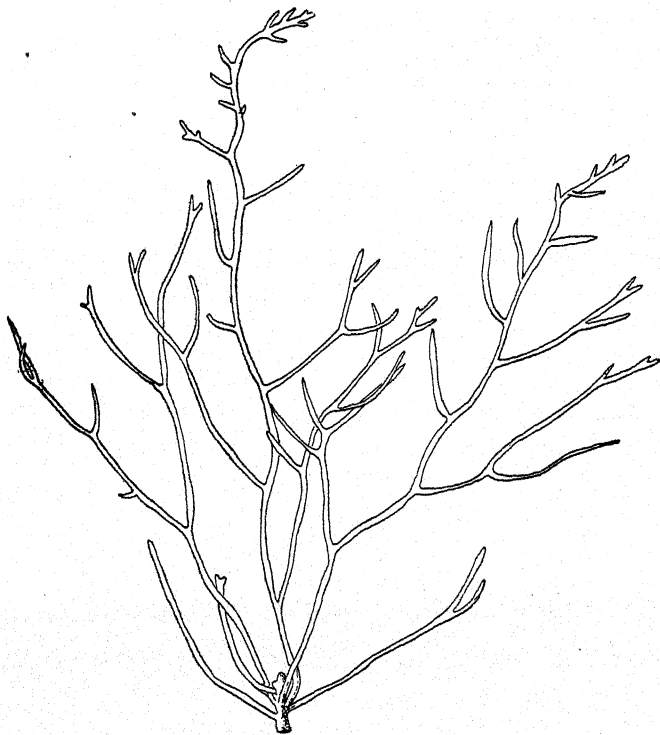


FIG. 288. — *Cystoseira granulata*. Original (4/5 gr. nat.). Jeune plantule.

semblables à des fruits pédicellés. L'accumulation de certaines Sargasses en plein Océan, entre les Açores et les Bermudes, est bien connue. Les plantes flottantes que l'on trouve là, sur d'immenses étendues, (mer des Sargasses) appartiennent à trois espèces différentes ; elles sont dépourvues d'organes de fixation et d'organes sexués et se multiplient par le mode végétatif (SAUVAGEAU, C. R. Soc. Biol., 1907 ; BÖRGESSEN, 1914 ; WINGE, 1923) (fig. 289).

#### UTILISATION.

Les Fucacées, par suite de leur abondance sur les côtes rocheuses, forment une part importante du goémon qui est recueilli par les riverains dans la laisse de marée (goémon d'épave), ou qui est coupé sur place à certaines époques de l'année seulement (goémon de coupe). A la fin de septembre, ou au début d'octobre, a lieu ainsi à Roscoff la récolte de l'*Himanthalia*

dont on charge de nombreuses charrettes à l'état presque pur. Les Fucaées sont recueillies principalement pour servir d'engrais, ou bien on les brûle et les cendres ont une certaine valeur par suite de la potasse et de l'iode qu'elles renferment.

Cependant la richesse en iode de la plupart des Fucacées, sinon de toutes, est nettement inférieure à celle des Laminaires. L'*Ascophyllum nodosum*, les *Fucus serratus* et *vesiculosus*, le *Pelvetia canaliculata*, sont parmi les plus

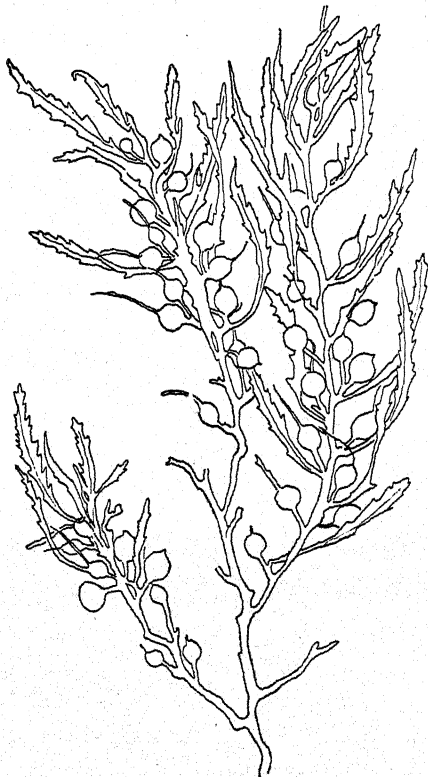


FIG. 289. — *Sargassum* (voisin de *S. bacciferum*) ; échantillon provenant de la mer des Sargasses, d'après WINGE (1923) (9/10gr. nat.).

riches en iodures et en iode dans le groupe des Fucacées. Les Fucacées présentent, comme les Laminaires, le phénomène d'iodovolatilisation, dont les caractères essentiels ont été donnés précédemment (p. 262). Il est en effet plus commode d'étudier cette question sur des Laminaires, où l'iodovolatilisation présente le maximum d'intensité. Cependant il est facile de constater, avec l'*Ascophyllum nodosum* notamment, la coloration d'un réactif amidonné sur lequel on a placé une fronde fraîchement récoltée. Si l'empois d'amidon ou le papier amidonné sont imbibés d'iodures, la coloration bleue est très forte et rapide. Des résultats comparables peuvent être

obtenus avec le *Pelvetia canaliculata* et le *Fucus vesiculosus*. L'activité de ces Fucacées vis-à-vis des iodures paraît être en raison directe de leur teneur en iode. Les faits présentés par les Fucacées étant de même nature

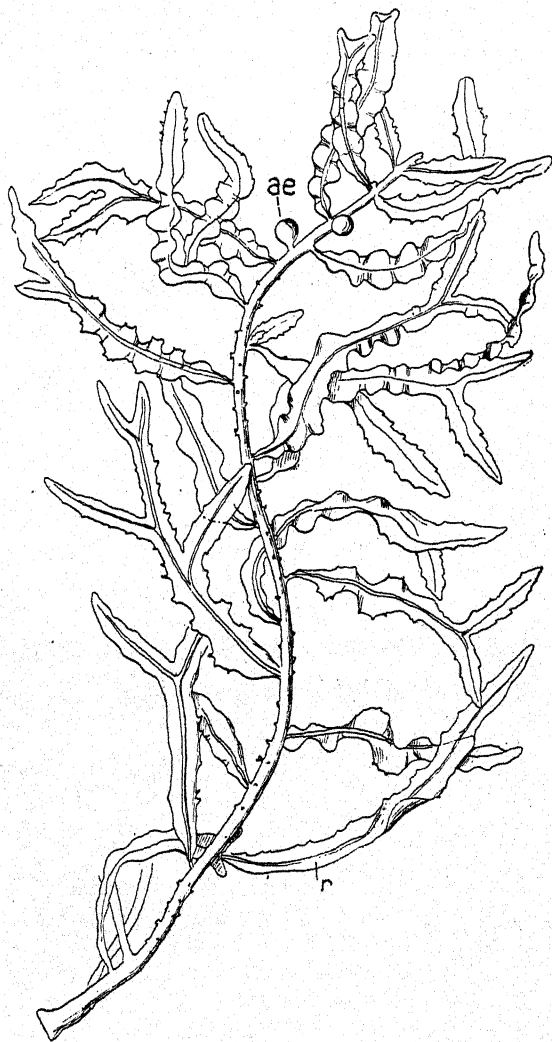


FIG. 290. — *Sargassum*. Original (2/3 gr. nat.). : (fl.) flotteur ;  
(r) rameau foliacé.

que ceux dont nous avons reconnu l'existence chez les Laminaires, il y a tout lieu de supposer que le mécanisme de ces actions est du même ordre et relève des facteurs diastasiques.

## BIBLIOGRAPHIE

## TILOPTÉRIDALES.

- BORNET (E.). — Note sur quelques *Ectocarpus* (*Bull. Soc. bot. Fr.*, 38, 1891).  
 — Les Algues de P. K. A. Schousboe (*Mém. de la Soc. des Sc. nat. de Cherbourg*, 3<sup>e</sup> s., 8, p. 165, 1892).  
 DAMMANN (H.). — Entwickl. geschicht. und zytolog. Unters. an Helgolander Meeresalgen. (*Wissensch. Meeresunters. N. F.*, Bd. 18, nr. 24, Abt. Helgoland, H. 1, 1930).  
 NIENBURG (W.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Helgoländer *Haplospora* (*Ber. d. d. bot. Gesell.*, 41, p. 211-217, Berlin, 1923).  
 KYLIN (H.). — Über die Entwicklungsgeschichte und die systemat. Stellung der Tilopterideen (*Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, 35, p. 298-311, 1917).  
 REINKE (J.). — Fragment aus d. Naturgesch. d. Tilopterideen (*Bot. Zeit.*, 47, p. 101, 1889).  
 SAUVAGEAU (C.). — Les *Acinetospora* et la sexualité des Tiloptéridacées (*Journ. de Bot.*, 13, p. 107-127, 1899).  
 — Sur la végétation et la sexualité des Tiloptéridales (*Bull. St. Biol. Arca-chon*, 25, Bordeaux, 1928).

## DICTYOTALES.

- CARTER (P. W.). — The Life History of *Padina pavonia* I. The Structure and Cytology of the tetrasporangial plant (*Ann. of Bot.*, XLI, n° CLXI, p. 139, 1927).  
 HOYT (W. D.). — The periodic fruiting of *Dictyota* (*Americ. Natur.*, 57, p. 546).  
 — The periodic fruiting of *Dictyota* and its relation of the environment (*Americ. Journ. of Bot.*, 14, p. 592-619, 1925).  
 REINKE (J.). — Entwicklungsgesch. Unters. ub. d. Dictyotaceen des Golfs von Neapel. (*Nova Acta der Ksl. Leop. Akad.*, 40, p. 1-56, 5 pl., 1878).  
 ROBINSON (W.). — Observations on the development of *Taonia atomaria* (*Ann. of Bot.*, 46, p. 113, 1932).  
 THURET (G.). — Recherches sur la fécondation des Fucacées et les anthéridies des algues (*Ann. des Sc. Nat. Bot.*, 4<sup>e</sup> s., 3, 1855).  
 — Etudes phycologiques, 1878.  
 WILLIAMS (J. L.). — Studies in the Dictyotaceae I. The cytology of the tetrasporangium and the germinating tetraspore (*Ann. of Bot.*, XVIII, p. 141, 1904 et XIX, p. 531, 1905).

## FUCALES.

- DANGEARD (P.). — A propos de quelques travaux récents sur les grains de fucosane (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. 70, p. 369, 1930).  
 DOUBT (D. G.). — Cytology of *Halidrys dioica* (*Botan. Gaz.*, 86, p. 330-344, 17 fig., 1928).  
 FORTI (A.). — Description de plusieurs formes de *Fucus virsoides* de l'Adria-

- tique (*Rec. de trav. cryptog. dédiés à L. Mangin*, p. 177-188, 7 pl., 1931).
- GUÉRIN (P.). — La récolte des Algues marines en Bretagne et leur utilisation (*Compte rendu Ve Congrès int. pl. médic.*, 1926).
- GUIGNARD (L.). — Développement et constitution des anthérozoïdes (*Rev. gén. de Botan.*, 1, 1889).
- KNIEP (H.). — Über *Fucus-Bastarde* (*Flora, Goebelfestschr.*, 18, 19, p. 331-338, 1925).
- KUNEDIA (H.). — On the spermatozoid of *Sargassum* (*Bot. Magaz.*, 38, p. 291. Tokyo, 1924).
- LAMI (R.). — Le *Fucus lutarius* Ktz., dans ses stations françaises de la Manche occidentale (*Trav. crypt. déd. à L. Mangin*, p. 361-372, 2 pl., 1931).
- LE TOUZÉ (H.). — Contribution à l'étude histologique des Fucacées (*Rev. génér. de Bot.*, 24, 1912).
- MANGENOT (G.). — La structure des anthérozoïdes des Fucacées (*C. R. Ac. Sc.*, 172, p. 1198, 1922).
- MEVES (Fr.). — Zur Kenntniss des Baues pflanzlicher Spermien (*Arch. f. mikros. Anat.*, 21, p. 272, 1918).
- MOORE (L. B.). — *Pelvetia fastigiata* (*Bot. Gaz.*, 86, p. 419-434, 25 fig., 1928).
- NIENBURG (W.). — Die Polarisation der *Fucus* Eier durch das Licht (*Wissensch. Meeresunters.* Bd. 15, n° 7, 1923, Abt. Helgoland).
- Zur Entwicklungsgeschichte der « *Fucus* » Keimlinge (*Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, XLVII, p. 527, 1929).
- OLTMANN (F.). — Beiträge zur Kenntniss der Fucaceen (*Biblioth. botan.*, 14, 1889).
- RICHARD (J.). — La vie des « *Fucus* » au contact de l'eau douce (*Le Botaniste*, 20, fasc. 6, p. 209-227, 1929).
- ROSENVINGE (K.). — Influence des agents extérieurs sur l'organisation polaire et dorsiventrale des plantes (*Rev. gén. Bot.*, Bd. 1, 1889).
- SAUVAGEAU (C.). — Sur l'hybride de *Fucus vesiculosus* et *F. serratus* (*C. R. Soc. Biol.*, 67, p. 833, 1909).
- Sur deux *Fucus* récoltés à Arcachon (*Fucus platycarpus* et *F. lutarius*) (*Bull. St. biolog. Arcachon*, 1908).
- A propos des *Cystoseira* de Banyuls et de Guéthary (*Bull. St. Biol. Arcachon*, t. 14, p. 1-424, 1912).
- A propos de quelques *Fucus* du bassin d'Arcachon (*Bull. St. biol. d'Arcachon*, 20<sup>e</sup> ann., p. 29-137. Bordeaux, 1923).
- SCHREIBER (E.). — Die Fruktifikationszeiten und die Bedingungen der Gametenentleerung bei *Fucus serratus* (*Zeitschr. f. Bot.*, 23, p. 273, 1930).
- STOMPS (Th. J.). — Etudes topographiques sur la variabilité des *Fucus vesiculosus* L., *platycarpus* Thur. et *ceranoides* L. (*Rec. Inst. Leo Errera*, 8, p. 326-377, 1911).
- STRASBURGER (E.). — Kernteilung und Befruchtung bei *Fucus* (*Pringsh. Jahrb.*, 30, p. 351, 1897).
- THURET (G.). — Sur la fécondation des Fucacées (*C. R. Ac. Sc.*, 26, p. 745, Paris, 1853).
- Recherches sur la fécondation des Fucacées, suivies des observations sur les anthéridies des Algues (*Ann. des Sc. Natur.*, sér. 4, t. 2 et 3, 1854-1855).

- THURET (G.) et BORNET (E.). — Etudes phycologiques, 1878.
- WILLE (N.). — Bidrag til Algernes Physiologiske Anatomi. (*Kongl. Svensk. Vetensk. Akad.*, Handl. 21, n° 12, p. 1-104, 1885).
- WINGE (O.). — The Sargasso Sea, its boundaries and vegetation (*Report on the dan. Ocean. Exped.*, 1908-1910, n° 7, p. 1-34, 1923).
- WHITAKER (D. M.). — Some observations on the eggs of *Fucus* and upon mutual influence in the determination of the developmental axis (*Biolog. Bull.*, 61, pp. 294-308, 1931).
- YAMANO UCHI (Sh.). — Mitosis in *Fucus* (*Bot. Gaz.*, 47, p. 173, 1909).
-

## CHAPITRE XVII

# RHODOPHYCÉES

---

### Caractères Généraux.

Les Rhodophycées ou Algues rouges, encore appelées Floridées, comptent parmi les plus belles productions de la mer par suite de la richesse de leur coloris et de la variété de leur structure et de leur reproduction.

Le pigment dominant, de couleur rouge, qui masque la présence de la chlorophylle, est la *phycoérythrine* ; associé très souvent à ce dernier, existe aussi un pigment bleu, la *phycocyanine*, colorant analogue à celui des Myxophycées ou Algues bleues. Suivant les proportions du mélange, les Floridées se présentent avec une couleur assez variable.

La phycoérythrine est soluble dans l'eau douce : elle donne alors une solution rouge à fluorescence orange ; elle cristallise facilement et sa constitution la fait ranger parmi les pigments azotés. Lorsque les cellules d'une Floridée sont altérées pour une cause quelconque, la phycoérythrine diffuse dans le suc cellulaire qu'elle colore en orangé. Enfin, si le pigment rouge est passé en solution dans le milieu extérieur, l'Algue peut prendre une teinte verte due à la chlorophylle restante. La lumière peut produire un effet analogue et des Floridées, incontestablement vivantes, verdissent fortement lorsqu'elles supportent une forte insolation. Il existe plusieurs variétés de phycoérythrine qui diffèrent les unes des autres par leurs spectres d'absorption (KYLIN, 1931) et la phycoérythrine des *Polysiphonia* se distingue par des solutions très faiblement fluorescentes.

La phycocyanine est voisine de la phycoérythrine par sa composition chimique. Elle donne des solutions bleues avec fluorescence rouge-carmin. Elle peut être assez abondamment représentée chez certaines Floridées pour que la coloration d'ensemble soit fortement modifiée. Ainsi les *Porphyra* ont souvent une teinte violacée ou livide, les *Batrachospermum* qui vivent dans l'eau douce, ont une teinte sombre, légèrement verdâtre ; les *Dumontia*, les *Chondrus* ont une teinte rouge sombre. Toutes ces Algues contiennent une forte proportion de phycocyanine. Il peut même arriver, pour certaines Floridées (*Batrachospermum vagum*), que la phycocyanine soit seule représentée (KYLIN, 1912). Au contraire, les Floridées suivantes

qui sont colorées en rouge vif, contiennent seulement de la phycoérythrine : *Callophyllis laciniata*, *Griffithsia setacea*, *Lomentaria articulata*, *Plocamium coccineum* (KYLIN, 1931).

Le rôle des pigments surajoutés à la chlorophylle n'est pas parfaitement connu. On croit qu'ils pourraient rendre la chlorophylle sensible à certains rayons qui sans cela ne sont pas efficaces : l'assimilation des Algues en profondeur serait ainsi permise ou facilitée. Ce qui est certain, c'est que beaucoup de Floridées sont bien adaptées à la vie en profondeur, ou encore à une existence dans une lumière atténuée (Algues d'ombre). Certaines Floridées ont souvent été draguées en Méditerranée à plus de 100 mètres de profondeur. Dans la Manche, les Algues ne dépassent pas 50 à 55 mètres de profondeur et ce sont des espèces encroûtantes qui descendent aussi bas (*Lithothamnion*, Squamariées) (G. HAMEL, P. et L. DANGEARD, M<sup>me</sup> LEMOINE).

Les plastes rouges, ou rhodoplastes, ont une forme très variable chez les Floridées : le plus souvent ils sont discoïdes ou rubanés ; mais ils peuvent être longuement filamenteux et se décolorer plus ou moins dans certains organes tels que les rhizoïdes par exemple. Ordinairement les plastes sont dépourvus de pyrénoides, mais il y a quelques exceptions (Bangiacées, *Rhodocorton*, *Acrochaetium*). Des cytosomes (chondriosomes) ont été signalés dans le protoplasme ; leur forme est celle de très petits granules, bâtonnets ou filaments. Ils paraissent n'avoir aucune relation avec le système des plastes (MANGENOT, P. DANGEARD).

Dans les cellules s'accumule une matière hydro-carbonée, qui se présente à l'état de grains réfringents plus ou moins gros à l'intérieur du protoplasme. Ces grains sont connus sous le nom d'« amidon des Floridées ». Il s'agit d'un corps qui se colore en brun-acajou par l'iode et qui a été assimilé par les uns à de l'amylo-dextrine (VAN TIEGHEM), par les autres à du glycogène (ERRERA, MANGENOT). S'il s'agit vraiment de glycogène, il y a lieu d'y voir une variété spéciale de ce corps qui, chez les Végétaux où il est connu (Champignons, Levures par exemple), ne forme pas des grains distincts, mais des plages à contours irréguliers.

Les grains d'amidon des Floridées présentent, lorsqu'ils sont assez gros, le phénomène de la croix noire en lumière polarisée. D'après plusieurs auteurs, ils se forment indépendamment des plastes, avec lesquels ils ne sont jamais en relation. Ils se formeraient au contraire à la surface des plastes d'après HENCKEL (1901) et KYLIN (1913) ; nous avons eu l'occasion de constater qu'il en était bien ainsi en effet chez le *Cystoclonium purpurascens*.

Quelques cas très rares d'amidon se colorant en bleu par l'iode ont été signalés chez les Floridées (*Rytiphlaea pinastroides*, Algues calcaires).

COLIN et GUÉGEN (1930) ont retiré du *Rhodymenia palmata* un galactoside du glycérol qu'ils appellent *floridoside*. Ce corps n'a rien à faire avec le tréhalose, signalé auparavant par KYLIN (1915) et dont l'existence n'a pas pu être confirmée par les auteurs cités ci-dessus.

Les Floridées sont remarquables par l'existence, entre leurs cellules, de

communications protoplasmiques (fig. 350) analogues à des plasmodesmes. Elles ont lieu au niveau de petits emplacements, situés au centre des cloisons transversales, ou en certains points des cloisons latérales, et qui correspondent à des parties amincies de la membrane au travers desquelles les protoplasmes voisins viennent au contact les uns des autres. De chaque côté de ces perforations, sont disposés des sortes de disques réfringents dont le rôle n'est pas connu. Les communications protoplasmiques manquent chez les Floridées inférieures (Bangiacées).

La membrane des Floridées a la constitution ordinaire celluloso-pectique,

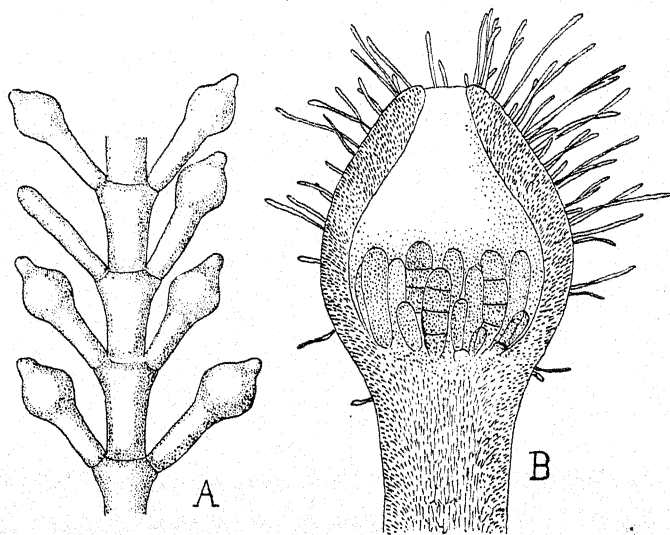


FIG. 291. — *Corallina mediterranea* Areschoug, d'après THURET et BORNET (1878) : A. Rameau portant des conceptacles mâles,  $\times 15$ . — B. Coupe longitudinale, d'un conceptacle renfermant des tétrasporanges,  $\times 75$ .

mais elle se distingue, dans certains cas, par sa faculté de donner des gelées SAUVAGEAU (1920) a fourni des données très intéressantes sur cette question qui touche à l'industrie : lorsqu'on fait bouillir certaines Algues telles que les *Gelidium*, les *Chondrus*, les *Gigartina*, on obtient par refroidissement une masse qui se prend en gelée : c'est de la *gélose* (PAYEN, 1859). C'est par ce moyen qu'on obtient au Japon, aux dépens de certaines *Gelidium*, le produit commercial connu sous le nom d'*agar-agar*, très employé pour divers usages. En France, le *Chondrus crispus* et le *Gigartina mamilliosa* sont récoltés et vendus sous le nom de *Lichen carraghen*, produit qui a de nombreuses utilisations. Les membranes de certaines Floridées s'imprègnent fortement de calcaire (Mélobésiées, *Lithothamnion*, Corallines, *Lia-gora*, etc.) (fig. 291).

## L'Iode et le Brome chez les Floridées.



FIG. 292. — *Gracilaria confervoides*. Plante entière (9/10 gr. nat.). Original : (cy) cystocarpes.

L'iode est sans doute assez répandu chez les Floridées, et il y atteint parfois des teneurs aussi élevées que chez les Algues brunes. L'une des Floridées le plus riche en iode est le *Trailliella intricata* qui en renferme 1/200 de son poids frais (KYLIN, 1931). C'est l'Algue connue la plus riche en iode.

Dans les genres suivants : *Gracilaria*, *Phyllophora*, *Soliera* et quelques autres, l'iode est assez abondant pour qu'un fragment de la fronde, placé sur un papier amidonné dans une goutte d'acide nitrité, donne une coloration bleue (Pierre DANGEARD, 1929). Cette coloration est due à la présence d'une certaine proportion d'iodures chez ces Algues. L'iode peut se trouver encore chez les Floridées à l'état de composés organiques.

Plusieurs espèces de *Gracilaria* ont la propriété de décomposer, dans certaines circonstances, les iodures qu'elles contiennent de façon à dégager de l'iode libre (Pierre DANGEARD, 1929). Cette action se manifeste, plus nettement encore, si ces Algues sont placées dans de l'eau de mer additionnée d'iodure à 1 %. Il s'agit là d'iodovolatilisation analogue à celle des Laminaires et des Fucales. Chez quelques autres Floridées telles que *Bonnemaisonia asparagoides*, *Asparagopsis armata*, *Falkenbergia Doubletii*, *Trailliella intricata*, on observe un fort dégagement d'iode à la suite d'un traumatisme, ou lorsque ces Algues sont traitées par un acide. La connaissance de ces faits remonte aux premières ob-

servations de GOLENKHIN et ROBERTSON chez le *Bonnemaisonia asparagoides*, puis SAUVAGEAU en a montré tout l'intérêt récemment (1925).

Or ces Floridées possèdent toutes des cellules spéciales à contenu réfringent (*blasenzellen*), qui sont disséminées un peu partout sur le thalle et au voisinage desquelles l'iode libre apparaît. D'après SAUVAGEAU, les « *blasen-*

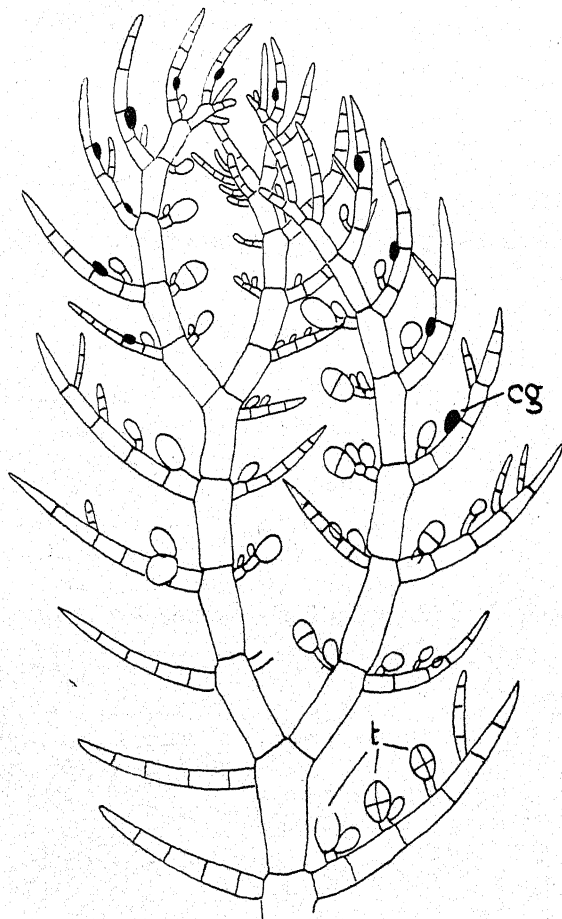


FIG. 293. — Rameau d'*Antithamnion plumula*,  $\times 120$ . Original :  
(t) tétrasporanges ; (cg) cellule-glande (bromuque).

*zellen* » contiendraient de l'iode libre ; ce seraient donc des réservoirs particuliers d'iode non combiné, d'où le nom d'« ioduques » qui leur a été appliqué. Il n'y aurait pas d'iode libre, mais seulement un composé iodé instable, dans les ioduques, d'après d'autres auteurs (CHEMIN, 1928 ; KYLIN, 1929). Les Algues à ioduques, fraîches et non altérées, ne colorent pas l'empois d'amidon dans lequel on les place, comme nous avons pu le montrer

(1930), mais il suffit d'une faible irradiation par les rayons ultra-violetes pour libérer l'iode (R. LAMI, 1930) (voir aussi p. 397).

D'après les travaux de GERTZ (1926), de KYLIN (1929), de Pierre DANGEARD (1930), certaines Floridées telles que *Furcellaria fastigiata*, plusieurs *Polysiphonia*, *Delesseria sanguinea*, renferment des oxydases, de sorte que le suc extrait de ces Algues décompose facilement les iodures en milieu acide. Cette action paraît différente de celle que provoquent les Algues vivantes à volatilisation, telles que les *Gracilaria* (Pierre DANGEARD).

Le brome existe assez abondamment chez les *Antithamnion* (fig. 293), *Antithamnionella*. Il serait localisé dans des cellules particulières, les « bromuques » (SAUVAGEAU, 1926). Le brome existerait aussi en quantités non négligeables chez certaines Rhodomélacées dépourvues de bromuques telles que les *Polysiphonia*, *Rhodomela*, *Odonthalia* (KYLIN, 1929).

Les Rhodophycées se divisent en Bangiacées et Floridées.

## I. — BANGIACÉES

Les Bangiacées se mettent à part des Floridées proprement dites par la simplicité de leur organisation et de leur reproduction. La plupart des auteurs les considèrent comme des Floridées inférieures (Protofloridées de ROSENVINGE). D'autres y voient un trait d'union entre les Cyanophycées et les Floridées (ISCHIKAWA). L'existence d'un noyau normal (Pierre DANGEARD) et les caractères de la reproduction (BERTHOLD) sont plutôt en faveur des affinités floridéennes, comme l'indique également l'existence de phycoérythrine.

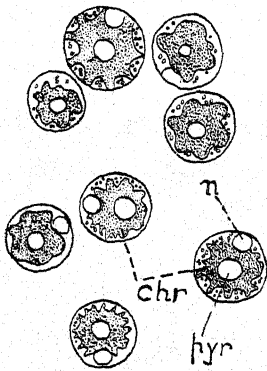


FIG. 294. — *Porphyridium cruentum*. Cellules isolées : (n) noyaux ; (pyr) pyrénoides ; (chr) chromatophore. Original,  $\times 1.350$ .

Ce groupe comprend les deux genres principaux *Bangia* et *Porphyra*, ainsi que les *Erythrotrichia*, *Asterocytis*, etc. qui sont moins connus. Le *Porphyridium cruentum*, Algue rouge terrestre d'organisation protococcoïde, se place au voisinage des Bangiacées. Les *Porphyridium* (fig. 294) se multiplient par division ; immergés dans l'eau, ils produisent de curieuses spores se déplaçant, bien que dépourvues d'organes spéciaux de locomotion (P. DANGEARD, 1930). La culture des *Porphyridium* a été réalisée par KUFFERATH. Des remarques cytologiques sont

dues à GEITLER (1924) qui a décrit une nouvelle espèce : *P. sordidum* (1932).

Les *Bangia* sont marins ou d'eau douce. On les rencontre dans les torrents, les cascades, là en un mot où l'eau est agitée. Sur les côtes maritimes, ils forment des touffes de filaments, fixés sur les rochers à un niveau élevé. Quand ces Algues sont jeunes, ce sont des filaments formés d'une seule file

de cellules ayant un chromatophore lobé muni d'un pyrénoloïde. Plus tard ce sont des filaments plurisériés à structure radiaire.

La reproduction a lieu par des spores et par des œufs. Chez les individus asexués certaines cellules se divisent et donnent 2 ou 4 spores asexuées, encore appelées *gonidies*. Une cellule peut se transformer tout entière en sporange. Les spores ainsi produites ont un chromatophore lobé et un noyau ; elles sont dépourvues de membrane et elles offrent la particularité de se déformer lentement à la manière des amibes, mais sans se déplacer toutefois (fig. 296, *go*). Après 24 heures, ces mouvements cessent ; les spores s'arrondissent et germent directement en un nouveau filament (fig. 296, *pl*).

La reproduction sexuée a lieu très simplement. Sur un thalle mâle, certaines cellules se divisent un grand nombre de fois et deviennent des *anthéridies* ; elles donnent de petits éléments incolores ou faiblement colorés, les *anthérozoïdes*, qui sont nus et dépourvus d'organes locomoteurs ; ils contiennent un plaste décoloré et un noyau. Ces anthérozoïdes, produits en grand nombre, flottent passivement et un certain nombre d'entre eux se fixent sur la paroi des cellules femelles portées par des individus différents (fig. 296, *cp*). Les cellules femelles, ou *carpogones*, se distinguent très peu des cellules ordinaires du thalle ; elles accumulent des matières de réserve (amidon spécial).

La fécondation a lieu par l'intermédiaire d'un tube étroit, que l'anthérozoïde émet et fait pénétrer à travers la membrane du carpogone. Le noyau mâle parvient par ce tube jusqu'au noyau femelle avec lequel il fusionne. L'œuf, une fois formé, se divise plusieurs fois et se transforme directement en un sporange. Il se produit le plus souvent des carpospores au nombre de 4, formées avec réduction chromatique. Les carpospores mises en liberté se déforment de façon variée ; leur germination est lente et donne lieu tout d'abord à la formation d'une sorte de protonéma sur lequel les plantules apparaissent ultérieurement.

Les *Porphyra* ont un thalle aplati en forme de lame, composé d'une seule assise de cellules (*P. umbilicalis*, *P. leucosticta*). Ils sont fixés par une base qui groupe des rhizoïdes en un faisceau serré. Leur reproduction est essen-

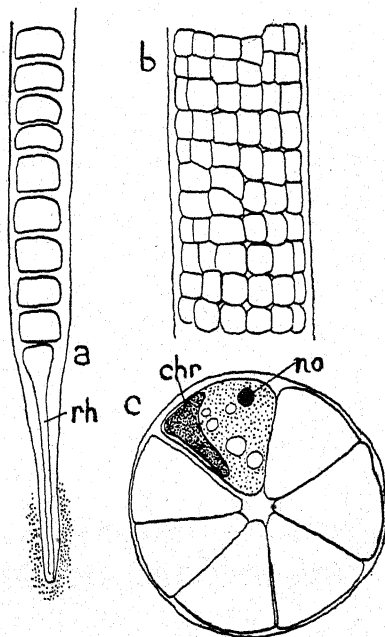


FIG. 295. — *Bangia fusco-purpurea* : a. Base d'une jeune plantule : (rh) rhizoïde  $\times 610$ . — b. Portion d'un thalle âgé,  $\times 450$ . — c. Coupe dans un thalle de taille moyenne : (no) noyau ; (chr.) chromatophore ; une seule cellule a son contenu figuré,  $\times 560$ , d'après P. DANGEARD (1927).

tiellement la même que celle des *Bangia* (fig. 298). Une différence consiste dans l'existence fréquente d'une protubérance des cellules femelles, ou papille de fécondation, sur laquelle se fixent les anthérozoïdes. Le développement de l'œuf donne 4, 8 ou 16 carpospores. Les spores asexuées sont beaucoup plus rares que les spores sexuées et elles ont un développement

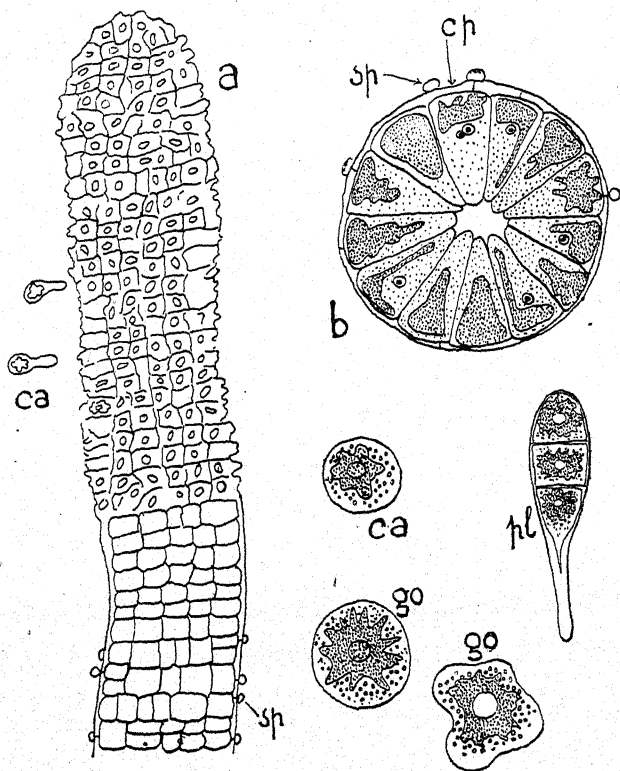


FIG. 296. — *Bangia fusco purpurea* : a. Extrémité d'un thalle ♀ produisant des carpospores (ca) après la fécondation par les spermaties (sp),  $\times 450$ . — b. Coupe d'un thalle ♀ au moment de la fécondation : (sp) spermaties ; (cp) carpogone,  $\times 720$  ; ca. carpospore ; go. gonidie  $\times 1100$  ; pl. plantule de 3 cellules provenant de la germination de la gonidie,  $\times 630$  ; d'après P. DANGEARD (1927).

direct, tandis que les carpospores germent en donnant une sorte de proto-nema filamenteux sur lequel les plantules apparaissent tardivement (fig. 299).

Les spores de *Porphyra*, comme celles de *Bangia*, quelle que soit leur origine, présentent des mouvements de déformation amiboïde à leur sortie des sporanges. Elles sont riches en granules d'un amidon spécial se colorant en brun par l'iode.

Le cycle de développement des Bangiacées est très simple ; la réduction chromatique ayant lieu à la germination de l'œuf, le stade diploïde est très

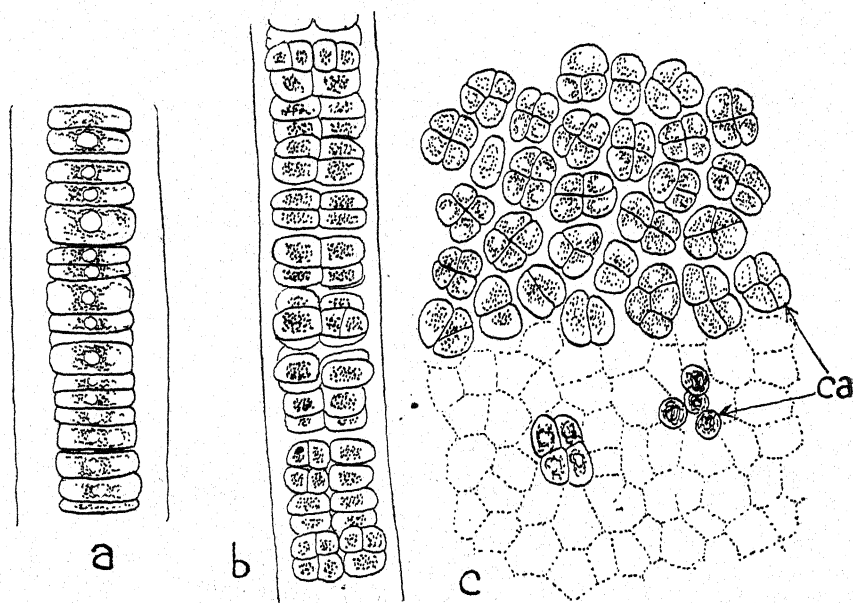


FIG. 297. — *Porphyra laciniata*, d'après THURET (1878) : a. Coupe d'un thalle végétatif  $\times 300$ . — b. Coupe d'un thalle produisant des carpospores,  $\times 300$ . — c. Thalle produisant des carpospores (ca), vu de face,  $\times 300$ .

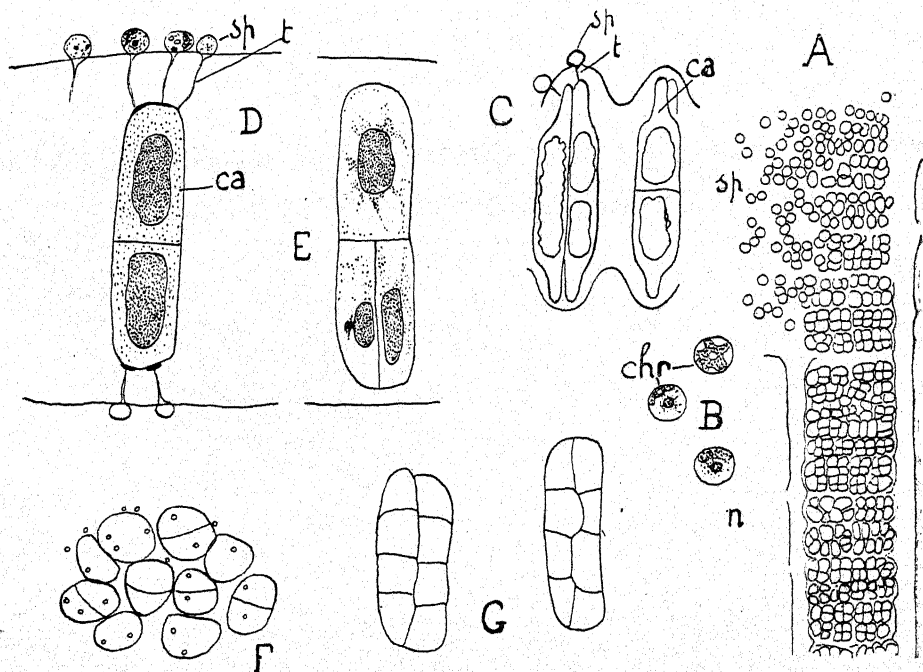


FIG. 298. — *Porphyra umbilicalis* : A. Formation des spermaties (sp) sur le bord d'un thalle ♂, d'après THURET (1878),  $\times 300$ . — B. Spermaties isolées et colorées : (chr) chromatophore, (n) noyau,  $\times 1350$ . — C. Fécondation : (sp) spermatie ; (f) canal de fécondation ; (ca) carpogone divisé après fécondation,  $\times 630$ . — D. Fécondation chez le *P. umbilicalis* f. *linearis*. — E. Carpogone fécondé en voie de division,  $\times 1350$ . — F. Carpogones divisés, vus de face et canalicules. — G. Division en 8 carpospores,  $\times 630$ , d'après P. DANGEFARD (1927).

court. Les Bangiacées sont par conséquent des *haplobiontes* comme le sont les plus inférieures des Floridées proprement dites.

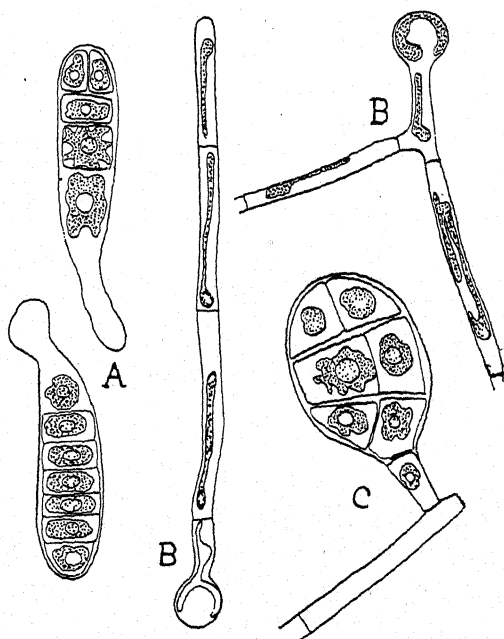


Fig. 299. — *Porphyra umbilicalis* : A. Plantules à développement direct provenant de la germination des gonidies. — B. Plantules filamenteuses, provenant de la germination des carpospores. — C. Bourgeon, origine d'une fronde, prenant naissance sur une plantule carposporique,  $\times 640$ , d'après P. DANGEARD (1932).

## II. — FLORIDÉES

### APPAREIL VÉGÉTATIF.

L'appareil végétatif des Floridées est très varié et ses caractères apparaissent bien souvent sans relation avec la complexité plus ou moins grande de l'appareil reproducteur. Nous trouvons un exemple bien connu de ce fait chez les *Lejolisia*, dont le thalle filamenteux microscopique et d'une grande simplicité, porte des organes reproducteurs très différenciés. Il est démontré qu'il serait insuffisant de se baser sur la structure du thalle, pour rechercher les affinités des Floridées les unes avec les autres et mettre en évidence leurs relations réciproques. Nous devons par conséquent donner une plus grande place à l'étude des phénomènes reproducteurs qu'à celle de la morphologie ou de l'anatomie ; il est nécessaire cependant de faire connaître les principaux types de structure rencontrés chez les Floridées ; ils ne sont pas

d'ailleurs bien souvent très différents de ceux que nous avons décrits chez les Phéophycées ou même les Chlorophycées, de sorte que, si le caractère de coloration venait à disparaître, plus d'une Floridée pourrait être confondue avec une Algue brune ou une Algue verte.

L'organisation la plus simple rencontrée chez les Floridées appartient

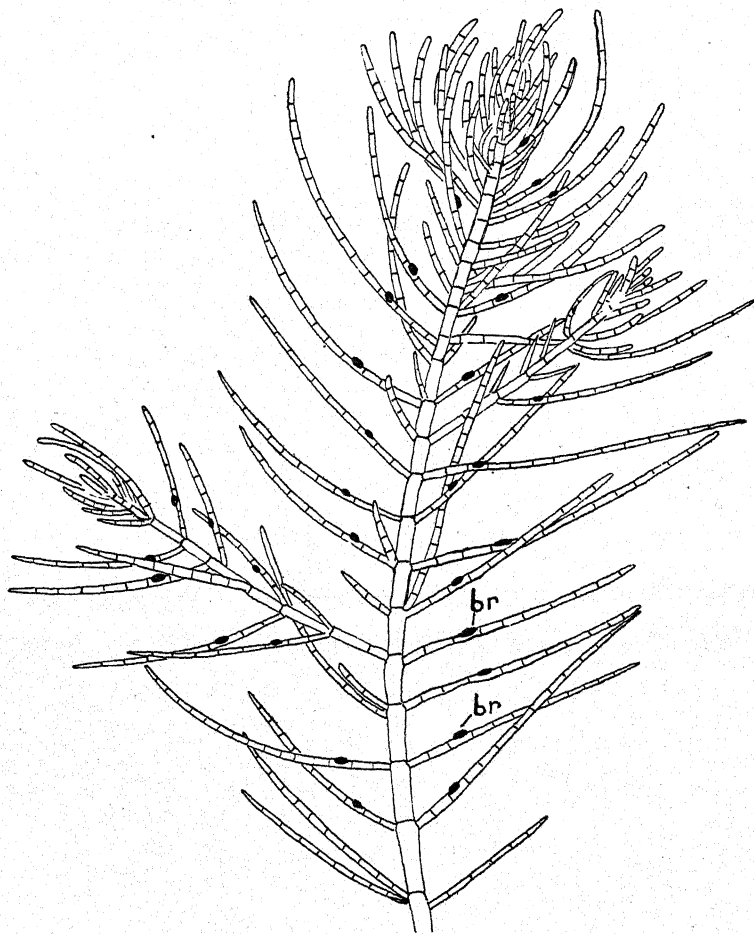


FIG. 300. — *Antithamnionella sarniensis* Lyle ; Rameau,  $\times 120$ . Original : (br.) cellule-glande (bromuque).

au type filamenteux et correspond à celle d'un *Ectocarpus* chez les Algues brunes. Les filaments ramifiés se composent, soit de cellules à un seul noyau, soit d'éléments plurinucléés (*Callithamnion*, *Griffithsia*, *Monospora*, *Antithamnion*). Ces Algues forment des touffes ou des buissons, le plus souvent richement ramifiés, dont la base est fixée par des rhizoïdes appliqués sur le support. Déjà, chez beaucoup de *Callithamnion*, le thalle se complique à

sa base, par le développement de filaments recouvrants, qui viennent s'appliquer à la surface des articles et former une *cortication* d'origine secondaire. Une autre différenciation consiste dans la distinction qui s'établit souvent entre une partie basale, formée de filaments rampants et une partie dressée, formée de filaments libres et ramifiés (*Antithamnionella*, *Callithamnion Pluma*).

Chez beaucoup d'autres Floridées, l'organisation filamenteuse se retrouve encore facilement sous forme d'un axe central, formé par une ou plusieurs files de cellules et d'une écorce, formée de filaments disposés radialement autour de cet axe et plus ou moins ramifiés. Le tout est souvent abondamment gélifié (*Nemalion*, *Batrachospermum*, *Scinaia*, *Crouania*, *Dudresnaya*).

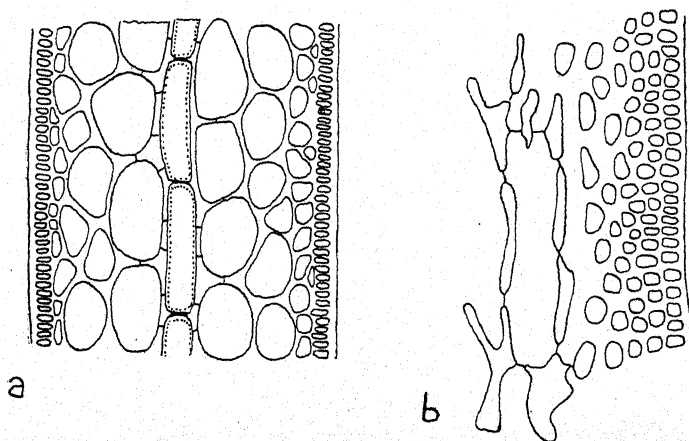


FIG. 301. — a. *Hypnea musciformis*. Coupe longitudinale du thalle,  $\times 160$ .  
— b. *Grateloupia filicina*, fragment d'une coupe longitudinale du thalle,  
 $\times 370$ , d'après KYLIN (1930).

Chez les Floridées dont le thalle est plus massif, plus résistant, en forme de cordons ou de lames, tels que les *Chondrus*, *Gigartina*, *Gracilaria*, *Phyllophora* etc., l'organisation filamenteuse est beaucoup moins apparente ; il est possible de distinguer une région corticale, formée de cellules petites très colorées et une région centrale, formée de cellules plus grandes, presque incolores, quelquefois très allongées dans le sens longitudinal (fig. 301).

Une place spéciale est tenue par le grand groupe des Rhodomélacées, si riche en espèces. Un *Polysiphonia*, par exemple, est formé de filaments ramifiés en touffes, dont chacun se compose d'un axe central entouré comme par un manchon, de cellules étroitement appliquées à sa surface. Le nombre des cellules péricentrales est variable et elles peuvent se disposer en plusieurs couches autour de l'axe. L'existence d'une croissance apicale au moyen de cellules initiales situées à l'extrémité des branches et des rameaux est aussi un caractère très net des Rhodomélacées que l'on retrouve d'ailleurs chez les Céramiées et les Delesseriacées par exemple.

Les Floridées sont fixées par des rhizoïdes ou des crampons sur les supports les plus variés. Il n'est pas rare qu'elles présentent des stolons rampants sur le substratum, ou des rameaux différenciés pour la fixation. Chez l'*Asparagopsis armata* des rameaux spéciaux, garnis d'épines, s'accrochent facilement aux autres Algues et chez une autre espèce d'*Asparagopsis*, l'*A. hamifera* (fig. 369), des rameaux recourbés en hameçon jouent le rôle de vrilles et s'attachent aux objets voisins par suite de leur sensibilité au contact (voir aussi, p. 399).

Nous avons déjà signalé l'existence de Floridées héli-parasites ou parasites complets, telles que l'*Harveyella mirabilis* et l'*Holmsiella pachyderma* qui, à l'état adulte, sont privés de tout pigment. On connaît un certain nombre d'autres Floridées parasites (*Janczewskia*, *Ricardia*).

#### CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA REPRODUCTION.

Les caractères de la reproduction sexuée, qui sont très simples chez les Bangiacées, se compliquent dans la série des Floridées proprement dites. Leur connaissance est due principalement aux travaux de BORNET et THURET (1867) qui ont montré pour la première fois le rôle véritable et la nature des organes sexuels.

L'élément mâle est toujours un anthérozoïde (fig. 302 c, e), dépourvu d'organes locomoteurs : c'est une petite cellule incolore, dépourvue de membrane cellulosique, qui atteint quelques  $\mu$  seulement de diamètre. On reconnaît dans les anthérozoïdes la présence d'un noyau, mais on n'y signale pas de chromatophore. Le nom de *spermatie* est appliqué assez souvent aux anthérozoïdes non ciliés des Floridées et la comparaison est faite quelquefois avec les éléments de même nom rencontrés chez les Urédinées et dont le rôle est inconnu.

Ces anthérozoïdes se forment isolément dans de petites cellules-mères (fig. 302 a, b, d) d'où ils s'échappent à maturité, par une ouverture qui se fait au sommet. Les anthéridies se groupent en certains points du thalle, au sommet de certains rameaux par exemple, où elles sont disposées en bouquet (*Helminthora*, *Nemalion*, *Scinaia*, etc.) ; elles peuvent se répartir en une couche dense à la surface du thalle (*Rhodymenia*), ou être logées dans des sortes de bouteilles, ou conceptacles spéciaux rappelant un peu les pycnides de certains Champignons (*Gracilaria*, *Corallina*).

L'élément femelle est toujours pourvu d'un prolongement particulier, sorte de poil incolore, destiné à capter la cellule mâle, c'est le *trichogyne* (fig. 303 tri). Chez les *Batrachospermum* le trichogyne (fig. 310, tri) est gros et court, mais, presque toujours, il est très allongé, parfois enroulé en spirale sur une partie de sa longueur.

La cellule femelle porte le nom spécial de *carpogone* (fig. 303 ca) ; elle se trouve d'ordinaire au sommet d'une file de cellules formant une sorte de rameau court qu'on appelle l'*axe carpogonial* (ac). Cet axe peut manquer et le carpogone est sessile (*Acrochaetium*, *Gelidium*), ou bien il se compose

de 6 à 10 cellules au maximum, comme chez les Dumontiées ; le plus souvent il se compose de 3 ou 4 cellules. Lorsque le carpogone est plus ou moins profondément situé dans le thalle, le trichogyne vient légèrement faire saillie à l'extérieur où son extrémité, sans doute visqueuse, capte les anthérozoïdes (fig. 303 e).

Le carpogone contient le noyau sexuel femelle et il renferme aussi des

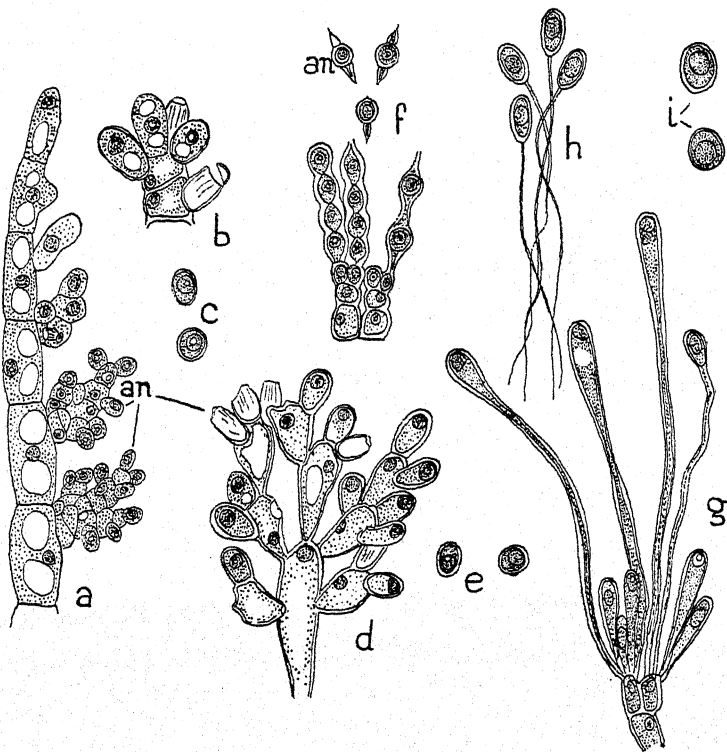


FIG. 302. — Anthérozoïdes des Floridées d'après GUIGNARD (1889) : a., b., c. *Callithamnion roseum* Harvey : (a) rameau porteur d'antheridies (an),  $\times 360$  ; (b) un fragment plus grossi,  $\times 860$  ; (c) anthérozoïdes,  $\times 860$ . — d., e. *Griffithsia coralina* Ag. : (d) rameau porteur d'antheridies ; (e) anthérozoïdes,  $\times 860$ . — f. *Melobesia membranacea* Lamx., formation des anthérozoïdes,  $\times 860$ . — g., h. *Coralina officinalis* L. Bouquet d'antheridies à divers états (g) et anthérozoïdes isolés (h),  $\times 860$ . — i. *Polydides rotundus* Grev., anthérozoïdes isolés,  $\times 860$ .

chromatophores ; le trichogyne est séparé à sa base par un étranglement, mais non par une cloison ; normalement il contient un noyau (1) (fig. 304, b, c).

La fécondation a été observée dans ses détails chez un certain nombre de types tels que les *Nemalion*, *Batrachospermum*, *Scinaia*, *Polysiphonia* (fig. 304). Les anthérozoïdes flottent sans doute longtemps par suite de leur

1. Ce noyau peut se diviser et l'un des noyaux-fils devenir le noyau du trichogyne.

petite taille et les mouvements de l'eau peuvent les amener au contact du trichogyne de l'élément femelle où ils se fixent (*d*, *e*). Dans la région de contact entre la spermatie et le trichogyne, les membranes se détruisent et il se fait une ouverture par laquelle le contenu du gamète mâle (*ant*) se dé-

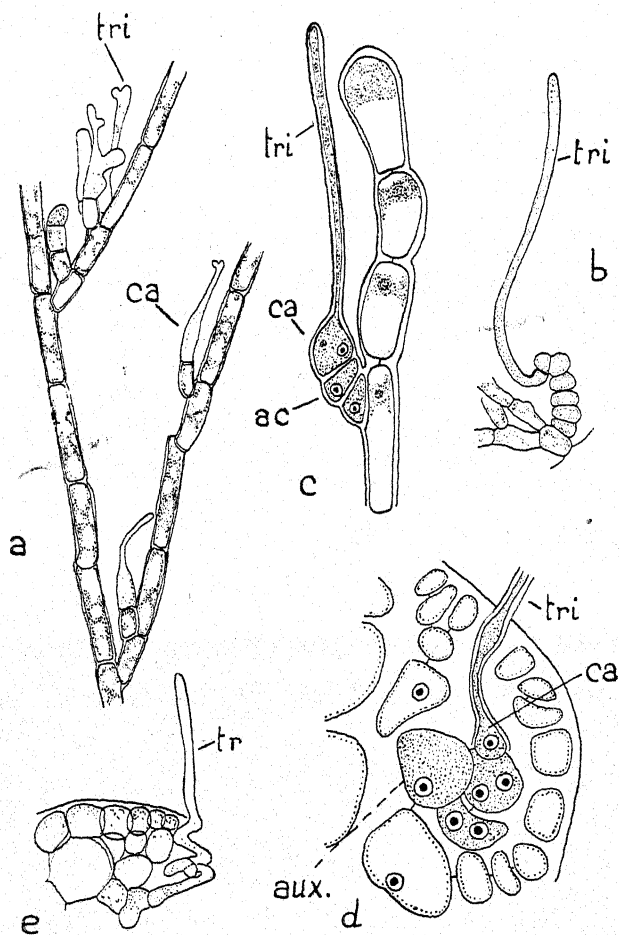


FIG. 303. — Carpogones et Procarpes des Floridées. *a*. *Acrochaetium corymbiferum*. — *b*. *Dudresnaya coccinea* d'après BORNET (1876). — *c*. *Helminthocladia Calvadosii*. — *d*. *Plocamium coccineum*, procarpe d'après KYLIN (1930). — *e*. *Halymenia Ligulata*,  $\times 360$ , d'après BORNET (1876) : (ca) carpogone ; (ac) axe carpogonial ; (tri) trichogyne ; (aux) cellule auxiliaire.

verse à l'intérieur du trichogyne. Il arrive parfois (*Batrachospermum*, *Nemalion*) que le noyau de la spermatie se divise en deux et que le trichogyne reçoive ainsi deux noyaux mâles, mais un seul de ces noyaux est utilisé.

Le noyau privilégié ( $n \sigma$ ) a été suivi pendant son trajet le long du trichogyne où il dépasse le noyau stérile ( $nt$ ), franchit l'étranglement à la base du trichogyne et vient fusionner avec le noyau femelle ( $n \varphi$ ), renfermé dans la base du carpogone.

La fécondation opérée, le trichogyne se flétrit et l'étranglement de sa base se ferme par rapprochement de ses bords.

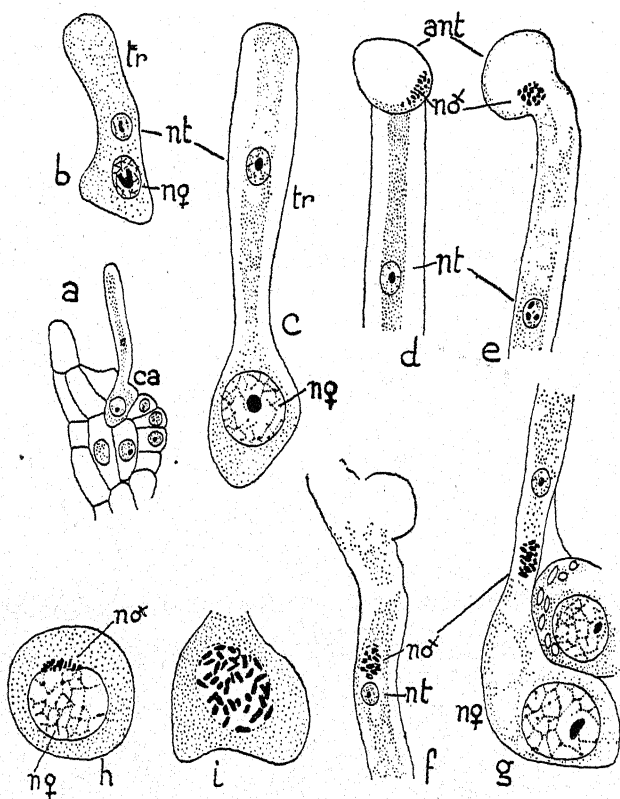


FIG. 304. — *Polysiphonia violacea* d'après YAMANOUCI (1907) : a. procarpe mûr vu en coupe : (ca) carpogone. — b., c. Deux stades du développement du carpogone : (tr) trichogyne ; ( $n \varphi$ ) noyau  $\varphi$  ; ( $nt$ ) noyau du trichogyne. — d., e., f., g. Stades successifs de la fécondation par l'anthérozoïde (ant) ; ( $n \sigma$ ) noyau mâle. — h. le noyau mâle ( $n \sigma$ ) au contact du noyau femelle ( $n \varphi$ ). — i. chromosomes  $\sigma$  et  $\varphi$  mélangés, en tout 40 chromosomes.

L'œuf, une fois formé, ne reste pas à l'état de repos, mais son noyau diploïde se divise et il se produit, aux dépens de l'œuf, une sorte de plante nouvelle, généralement minuscule, mais de forme et d'étendue très variable, qui reste greffée sur la plante mère où elle se nourrit comme un parasite. A un moment donné, des filaments cloisonnés appartenant à cette sorte d'embryon produisent à leurs extrémités des spores nombreuses qu'on appelle

des *carpospores* ; les filaments qui portent les carpospores sont groupés en un buisson qui a reçu le nom de *gonimoblaste* (SCHMITZ, 1883). Lorsque le gonimoblaste est entouré d'une enveloppe, l'ensemble reçoit plus spécialement le nom de *cystocarpe* (fig. 305 *cy*).

Le mode de formation des gonimoblastes et leurs relations avec la plante mère, ou gamétophyte, sont souvent très complexes. Cette histoire du développement de l'œuf fournit les caractères principaux permettant de subdiviser les Floridées en plusieurs grandes séries comme nous le verrons plus loin.

En dehors de leur reproduction par des carpospores qui dérivent plus ou moins directement de l'œuf fécondé, les Floridées, pour la plupart, possèdent une reproduction par des spores formées asexuellement. On en connaît plusieurs sortes : les plus simples sont des *monospores* (fig. 306 *m*) qui se forment, comme leur nom l'indique, à l'état isolé dans des *monosporanges*. Les monospores se rencontrent chez les Némationales (*Acrochaetium*, *Batrachospermum*, *Helminthora*, *Scinaia*). Dans ces genres, les monospores sont des éléments arrondis, mononucléés. Chez les *Monospora* (fig. 306 *m*), les éléments reproducteurs connus sous le nom de *paraspores* sont relativement gros et pourvus de nombreux noyaux ; ils correspondent à des sortes de boutures ou de propagules. Il faut citer encore les *paraspores* observées dans les genres *Seirospora* et chez quelques autres Céramiacées.

Les *tétraspores* (fig. 307) sont très répandues chez les Floridées ; comme leur nom l'indique, ce sont des spores formées par quatre dans des *tétraspores* et cette formation s'accompagne d'une réduction chromatique. D'après la position des cloisons qui s'établissent dans le tétrasporange, on distingue des *tétraspores cruciés* (fig. 307 *a*, *b*), dans lesquels les spores sont séparées par des cloisons qui se coupent à l'angle droit, des *tétraspores*

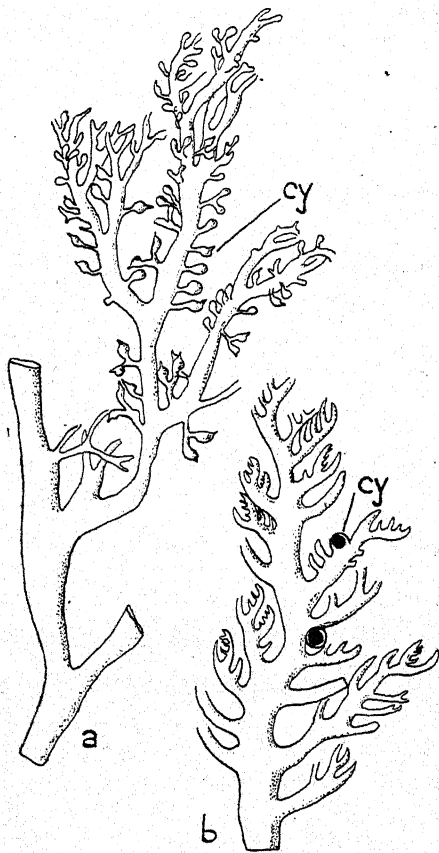


FIG. 305. — Rameaux de *Sphaerococcus coronopifolius* (*a*),  $\times 1,6$ , et de *Plocamium coccineum* (*b*),  $\times 4$ , montrant des cystocarpes (*cy*). Original.

*tétradriques* (fig. 307 c), dont les spores sont séparées par des cloisons triangulaires et sont disposées les unes par rapport aux autres comme les grains de pollen en tétrades dans les cellules-mères de l'anthere. Enfin, dans les *tétraspores séries* (fig. 307 d), les tétraspores sont placées les unes à la suite des autres en série et séparées par des cloisons transversales.

A part quelques exceptions, les tétraspores chez les Floridées sont portées

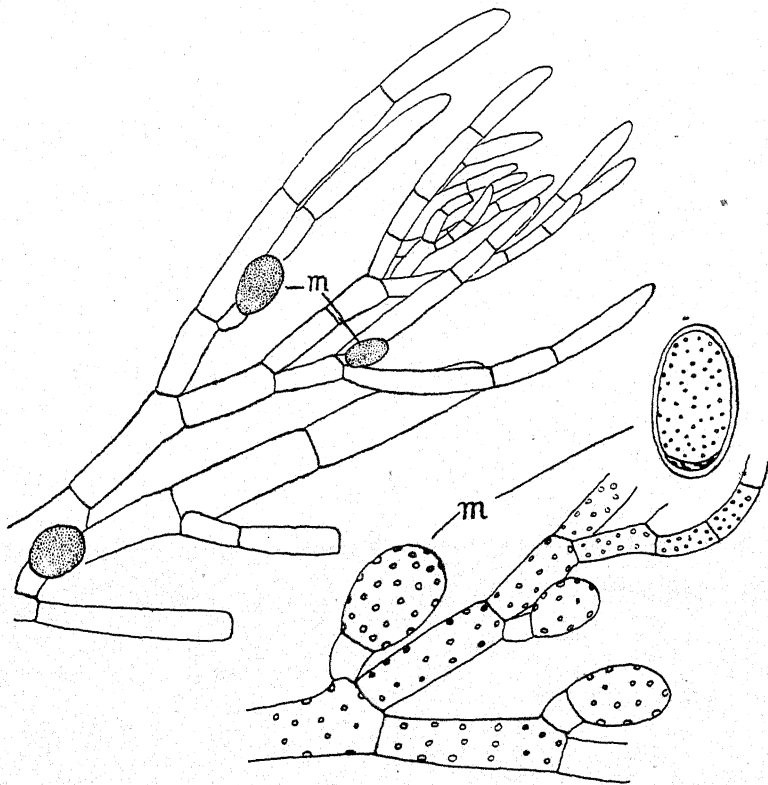


FIG. 306. — *Monospora pedicellata*,  $\times 120$  et  $\times 200$ . Original : (m) monospores.

par des pieds spéciaux, les plantes asexuées ou tétrasporiques (fig. 293) qui ne diffèrent d'ailleurs pas d'ordinaire morphologiquement des plantes sexuées.

Les spores de certaines Floridées, étant dépourvues de membrane résistante, peuvent, une fois mises en liberté, manifester des déformations amiboïdes et même se déplacer légèrement (*Helminthora*, *Acrochaetium*, *Scinaia*, *Bonnemaisonia*), ainsi qu'il résulte des observations de THURET et BORNET, ROSENVINGE, CHEMIN, P. DANGEARD.

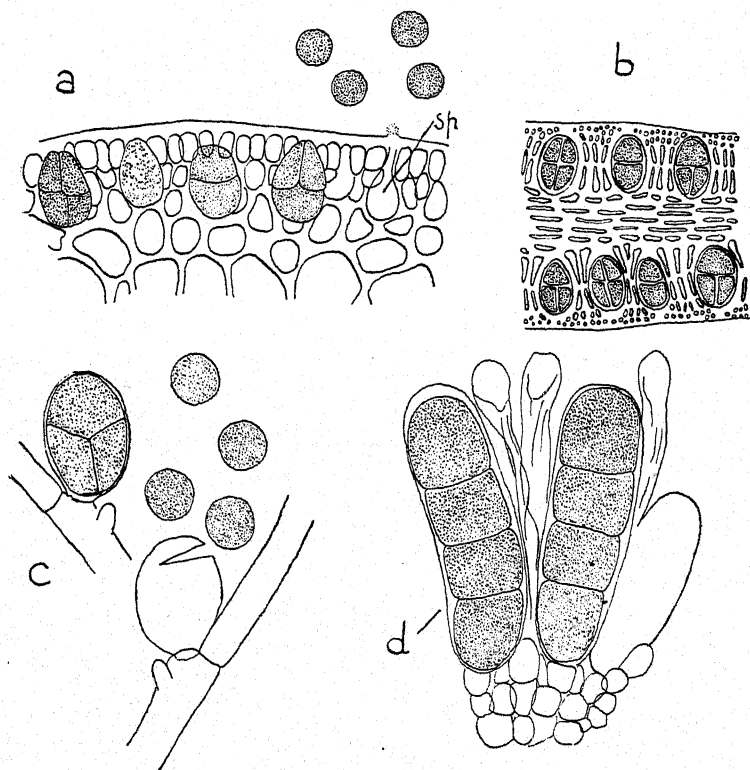


FIG. 307. — a. Tétraspores cruciés de *Gracilaria confervoides*, observés dans une coupe du thalle ; à droite, sporange ouvert et 4 spores mises en liberté, d'après THURET et BORNET (1878),  $\times 225$ . — b. Coupe du thalle de *Gelidium cartilagineum* montrant des tétraspores cruciés,  $\times 200$ , d'après KYLIN (1928). — c. Tétraspores tétraédriques de *Callithamnion corymbosum* ; en bas, mise en liberté des spores,  $\times 225$ . — d. Tétraspores séries de *Corallina mediterranea*,  $\times 250$ , d'après THURET et BORNET (1878).

## DÉVELOPPEMENT DES PRINCIPAUX TYPES DE FLORIDÉES.

### 1. ACROCHAETIUM (Nemalionales).

Les *Acrochaetium* (fig. 308), ou *Chantransia*, sont les Floridées les plus simples : ce sont des Algues minuscules, formées de filaments d'un rouge vif, qui atteignent tout au plus quelques millimètres de hauteur.

Les organes reproducteurs sont connus dans un assez grand nombre d'espèces et ils sont particulièrement simples. Chez l'*A. rhipidandrum* par exemple, il n'y a pas d'axe carpogonial et le carpogone (fig. 308, c) avec son trichogyne, est sessile. Les anthéridies (*sp*) sont portées par des rameaux courts sur des pieds distincts. Après fécondation, l'œuf se divise par une cloison transversale, puis d'autres divisions interviennent, d'où résulte un axe, composé de quatre à cinq cellules, portant elles-mêmes de courts ra-

meaux (fig. 308, *d*) ; les cellules terminales de l'axe et des rameaux se renflent et deviennent des carpospores (*ca*). L'ensemble de l'appareil dérivant de l'œuf constitue un gonimoblaste très simple et dépourvu d'enveloppe (fig. 308, *d*).

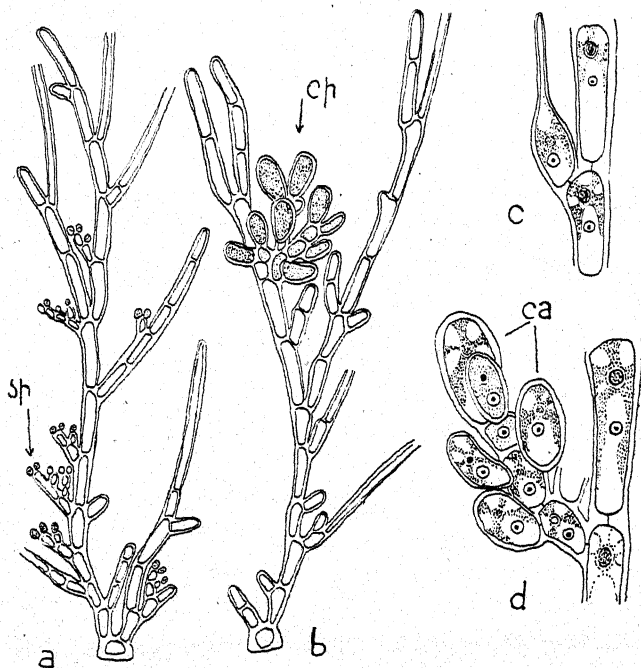


FIG. 308. — *Acrochaetium rhipidandrum* d'après KYLIN (1928) : *a*. Individu mâle  $\times 350$  ; (*sp*) anthéridies. — *b*. Individu femelle,  $\times 350$  ; (*cp*) cystocarpes. — *c*. Carpogone mûr,  $\times 900$ . — *d*. Gonimoblaste avec carpospores mûres (*ca*)  $\times 900$ .

Il existe chez l'*A. rhipidandrum*, en dehors des individus sexués, d'autres individus asexués portant des monosporanges, mais les tétrasporanges font défaut. Le cycle évolutif comporte très probablement une réduction chromatique à la germination de l'œuf.

## 2. NEMALION (Nemalionales).

Chez le *Nemalion* (fig. 309) nous trouvons un type légèrement plus compliqué du développement de l'œuf, que THURET et BORNET ont fait connaître autrefois et qui a fait l'objet depuis des travaux de H. KYLIN (1916). Après la fécondation l'œuf se divise en deux transversalement (fig. 309 *I*) ; des deux cellules superposées ainsi formées, la cellule inférieure reste stérile et seule la cellule supérieure se développe. Pour cela elle se divise et donne naissance à un massif cellulaire formé d'un buisson de filaments ramifiés

(*gonimoblaste*). Les cellules terminales des filaments du gonimoblaste se renflent et mettent en liberté leur contenu à maturité sous forme d'une spore arrondie (carpospore) (*cys*).

Il se forme donc à partir de l'œuf chez le *Nemalion* une sorte d'*embryon sporogène* qui est greffé sur la plante mère, aux dépens de laquelle il se nourrit : les cellules de l'axe carpoconial fusionnent en effet entre elles et jouent le rôle de cellules nourricières, laissant passer un courant nutritif destiné au gonimoblaste.

Le cas du *Nemalion* est un cas simple ; l'œuf bourgeonne directement des filaments ramifiés qui portent à leurs extrémités des carpospores ; il n'y a

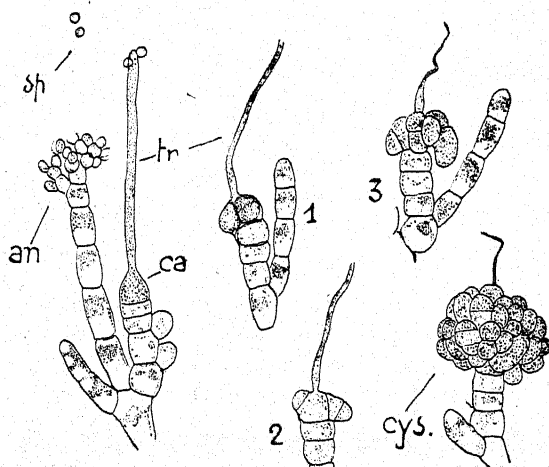


FIG. 309. — *Nemalion multifidum*,  $\times 360$ , d'après BORNET et THURET (1867) : (ca) carpogone ; (tr) trichogyne ; (an) anthéridies ; (sp) antherozoides ; (cys.) cystocarpe ; (1, 2, 3.) développement du cystocarpe.

qu'un seul point de contact avec la plante mère. D'autre part il n'existe pas de tétraspores chez les *Nemalion* et la réduction chromatique a lieu dès les premières divisions de l'œuf.

Chez les *Batrachospermum* (fig. 310), qui sont des Floridiées d'eau douce vivant dans les ruisseaux, le développement de l'œuf est analogue à celui des *Nemalion*, mais ici le gonimoblaste est entouré à maturité par quelques filaments nés au-dessous de lui aux dépens de l'axe carpoconial et qui lui composent un rudiment d'enveloppe. Cette disposition est beaucoup plus marquée chez les *Helminthora* et les *Liagora*. Il est possible alors de parler vraiment d'un *cystocarpe*, c'est-à-dire d'une sorte de fruit capsulaire contenant les carpospores. Notons d'ailleurs qu'il n'est pas rare de voir désigné, sous le nom de cystocarpe, un appareil carposporique non enveloppé.

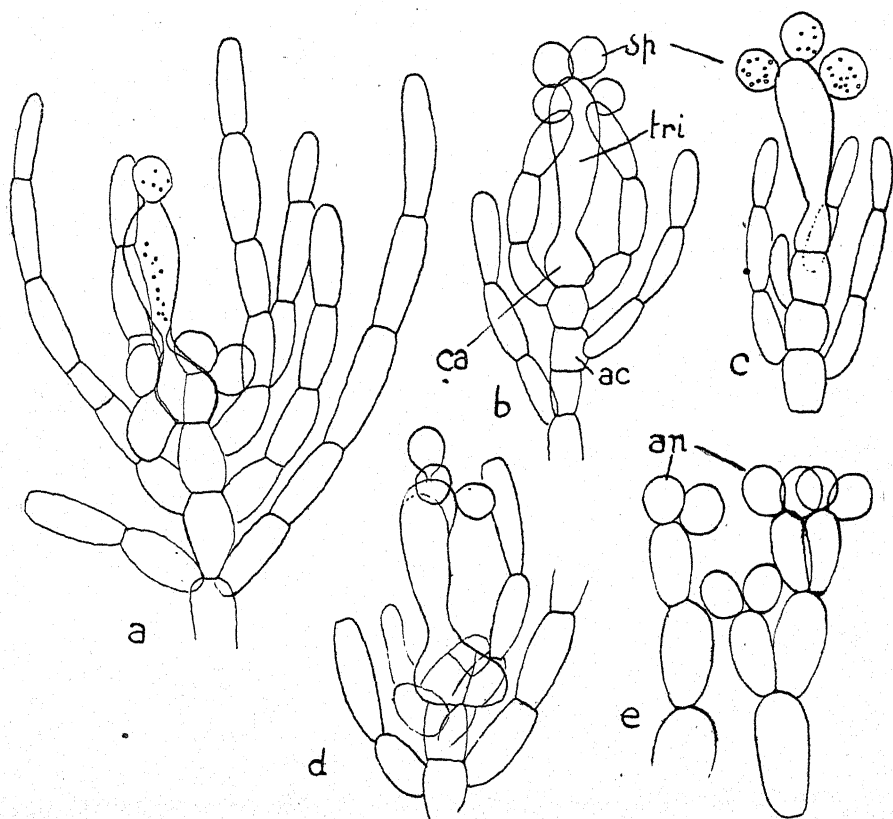


FIG. 310. — *Batrachospermum*. Original,  $\times 1.330$  : a., b., c., d. Carpogones fécondés ; (ac) axe carpogonial ; (ca) carpogone ; (tri) trichogyne ; (sp) anthérozoïdes adhérent au trichogyne. — e. rameaux portant des anthérozoïdes (an).

### 3. SCINAIA (Nemalionales).

Les cystocarpes sont encore mieux différenciés chez les *Scinaia* (fig. 311), si bien étudiés par SVEDELIUS (1915) et dont le développement de l'œuf est pourtant du même type que celui du *Nemalion*. La réduction chromatique a lieu dès les premières divisions de l'œuf (SVEDELIUS), mais ici les rapports du gonimoblaste avec la plante mère sont un peu moins simples que chez les *Nemalion*, par suite de la présence, au voisinage immédiat du carpogone, de cellules nourricières (fig. 311, no) dont l'œuf s'assimile le contenu, avant de poursuivre son développement en un gonimoblaste. Des filaments nés au-dessous de l'œuf constituent à maturité une enveloppe protectrice autour du gonimoblaste et l'ensemble présente la forme d'une sorte de bouteille ou de pycnide enfoncée dans le thalle, et qui s'ouvre par un pore à maturité pour laisser échapper les carpospores.

L'existence de cellules nourricières spéciales dont le contenu est assimilé

par l'œuf ou les filaments qui en dérivent, est très fréquente chez les Floridées. Lorsqu'elles sont groupées ensemble et qu'elles constituent un complexe nourricier, il s'agit alors d'un véritable tissu nourricier comme il en existe chez les *Gelidium* (fig. 320). Parmi les cellules nourricières, il y en a

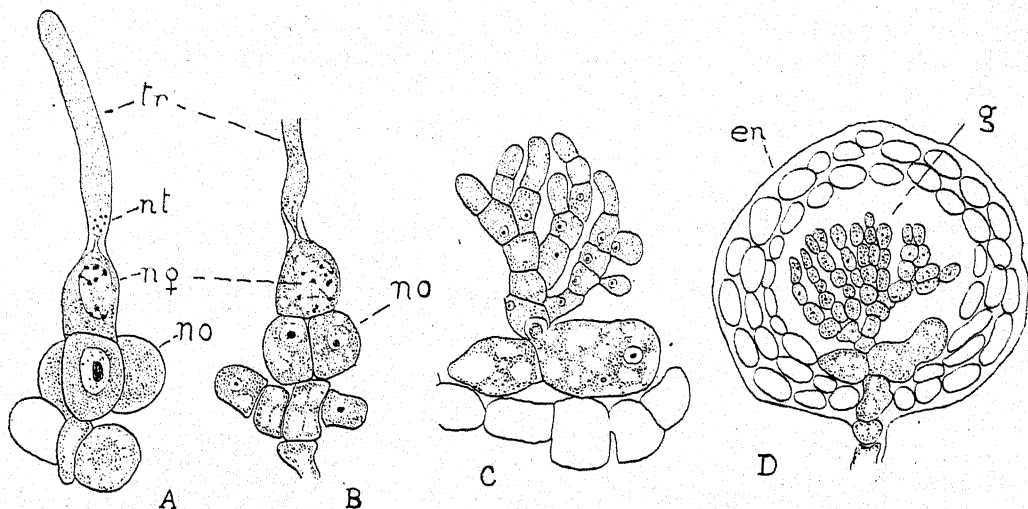


FIG. 311. — *Scinaia furcellata*, d'après SVEDELIUS (1915): A. Carpogone dont le noyau vient de se diviser : (nt) noyau du trychogyne ; (n ♀) noyau femelle ; (no) cellules hypogynes ou cellules nourricières. — B. Carpogone juste avant la fécondation,  $\times 1.260$ . — C. Jeune gonimoblaste ramifié,  $\times 830$ . — D. Jeune cystocarpe avec son enveloppe (en) et le gonimoblaste (g),  $\times 420$ .

qui jouent un rôle spécial, parce que c'est à leur niveau que se forment les filaments du gonimoblaste : on leur réserve alors le nom de *cellules auxiliaires*. Les *Dudresnaya*, les *Ceramium* et beaucoup d'autres Floridées montrent de beaux exemples de cellules auxiliaires typiques.

#### 4. DUDRESNAYA et ACROSYPHYTON (Cryptonémiales).

Les *Dudresnaya* (fig. 312) sont des Floridées ramifiées de consistance gélatineuse, dont les extrémités des filaments portent les organes mâles ou femelles. Deux espèces ont fait l'objet des observations mémorables de THURET et BORNET (1867) : ce sont les *D. purpurifera* et *D. coccinea* (la première étant placée aujourd'hui dans le nouveau genre *Acrosymphyton*).

Chez l'*A. purpurifera*, l'axe carpogonial est formé par un rameau court portant lui-même de petites branches opposées. Le carpogone qui termine cet axe est pourvu d'un trichogyne enroulé (fig. 312 tr). Après la fécondation, l'œuf bourgeonne plusieurs filaments qui s'allongent (fr) et dans lesquels pénètrent du protoplasme et des noyaux diploïdes provenant de la division du noyau de l'œuf. Ces filaments rampent à la surface de l'axe carpogonial et fusionnent avec plusieurs cellules de cet axe qui

jouent le rôle de cellules nourricières ; dans ces fusions, il y a disparition des membranes contiguës, mais les noyaux respectifs n'ont pas de contact.

A partir des cellules de fusion se propagent des prolongements appelés *filaments sporogènes*, ou mieux encore *filaments de jonction*, qui deviennent très longs et peuvent se ramifier ; de place en place, ces filaments rencontrent des cellules à contenu dense qui sont dispersées dans le thalle et qui représentent les cellules terminales de petits rameaux spéciaux : ce sont des *cellules auxiliaires* (fig. 312 *aux.*)

Au niveau de chaque cellule auxiliaire rencontrée, il y a fusion entre le

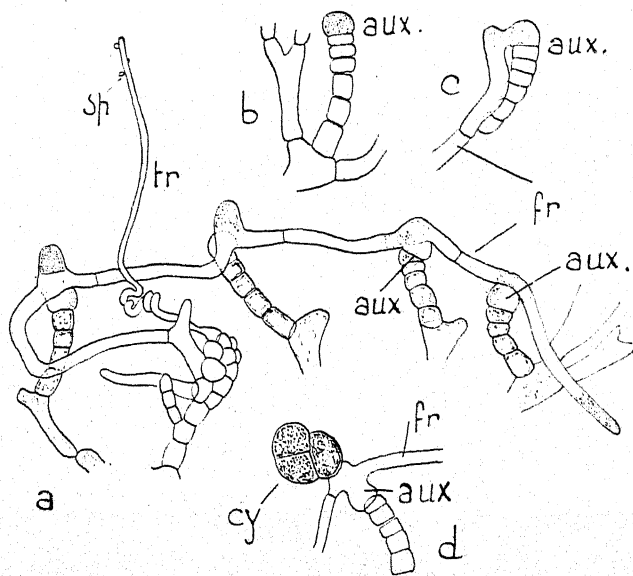


FIG. 312. — *Acrosymphyton purpuriferum* J. Ag.,  $\times 360$ , d'après BORNET et THURET (1867) a. Carpogone fécondé à partir duquel s'est développé un filament de jonction (*fr*) qui a fusionné avec 3 cellules auxiliaires (*aux*) ; (*tr*) trichogyne ; (*sp*) anthérozoïdes. — b. Ramule terminée par une cellule auxiliaire (*aux*). — c. détail de la fusion d'un filament de jonction avec une cellule auxiliaire (*aux*). — d. Début d'un cystocarp (*cy*).

filament de jonction et la cellule, c'est-à-dire que les membranes contiguës se dissolvent, mais s'il y a fusion protoplasmique, les noyaux restent distincts et celui de la cellule auxiliaire ne joue aucun rôle direct. Le noyau diploïde commence au contraire à se diviser de façon à produire un gonimoblaste et de nombreuses *carpospores*. Le phénomène se répétant pour toutes les cellules auxiliaires rencontrées, il en résulte la formation d'un grand nombre de gonimoblastes dérivant d'un seul carpogone fécondé.

Chez les *Dudresnaya* et les Floridées voisines, l'œuf donne donc naissance à un embryon filamenteux qui prend contact en des points multiples (représentés par les cellules auxiliaires) avec le thalle du gamétophyte et produit autant de gonimoblastes séparés qu'il y a de cellules auxiliaires.

5. *CALLITHAMNION CORYMBOSUM* (Céramiales).

Chez le *Callithamnion corymbosum*, l'œuf est porté à l'extrémité d'un

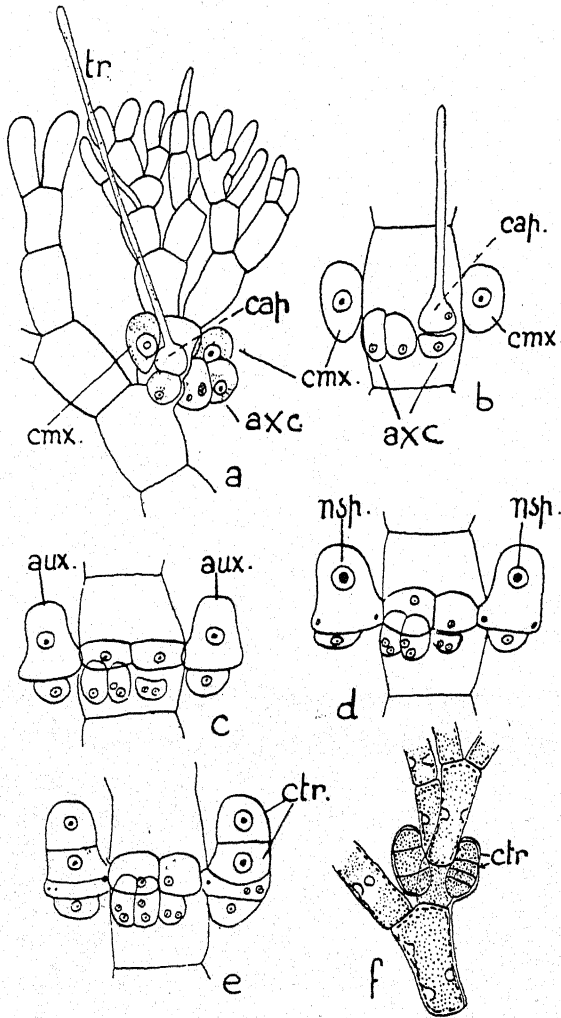


FIG. 313. — *Callithamnion corymbosum*: a. Procarme avant la fécondation (figurée réelle). — b. Le même schématisé. — c, d, e. Stades successifs de la formation des cystocarpes (fig. schématisés) d'après OLTMANN (1922). — f. Stade réel de la formation des cystocarpes correspondant environ à la figure schématique (e),  $\times 225$ , d'après BORNET (1878): (cap) carpogone; (axc) axe carpogonial; (cmx) cellule mère d'une cellule auxiliaire; (aux) cellule auxiliaire; (nsh) nouveau sporogène; (ctr) cellule centrale après sa division en deux.

ramule de quatre cellules constituant l'axe carpogonial. Au voisinage de cet axe se trouvent deux cellules à contenu abondant qui sont les cellules-

mères des cellules auxiliaires ; en effet, dès la fécondation, ces éléments se cloisonnent et produisent deux cellules inégales superposées dont la supérieure représente une *cellule auxiliaire*. L'ensemble de l'axe carpogonial, du carpogone et des cellules-mères des cellules auxiliaires a reçu le nom de *procarpe* (SCHMITZ, 1883, p. 235). L'existence d'un procarpe est fréquente chez les Floridées et ce nom s'applique également aux cas où le carpogone présente, dans son voisinage immédiat, des cellules auxiliaires déjà formées avant la fécondation, ou même seulement des cellules nourricières.

Chez le *Callithamnion*, l'œuf fécondé se divise en deux cellules par une cloison longitudinale et chacune de celles-ci détache à droite et à gauche une petite cellule qui entre en contact avec la cellule auxiliaire et fusionne bientôt avec elle. On peut considérer que l'œuf a produit deux filaments de jonction très courts qui fusionnent chacun avec une cellule auxiliaire. A la suite de cette fusion le noyau de la cellule auxiliaire ne joue aucun rôle, mais les noyaux diploïdes se divisent et l'un des noyaux ainsi produits devient l'origine d'un massif de spores : il se forme donc, sur l'emplacement d'un procarpe, deux *gonimoblastes* correspondant chacun à l'une des cellules auxiliaires dans lesquelles ont pénétré les noyaux diploïdes provenant de l'œuf fécondé.

#### 6. *CHONDRUS CRISPUS* (Gigartinales).

Chez les *Chondrus*, il existe un procarpe (fig. 314, a) qui se compose

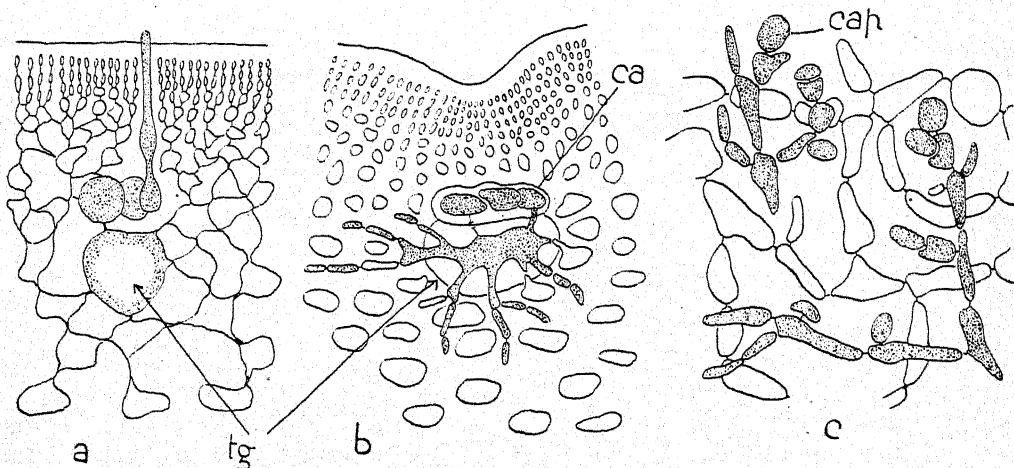


FIG. 314. — *Chondrus crispus*, d'après KYLIN (1923) : a. Coupe du thalle passant par un carpogone : (tg) cellule auxiliaire,  $\times 540$ . — b. Coupe du thalle montrant le carpogone (ca) et une cellule auxiliaire (tg), d'où partent les filaments du gonimoblaste,  $\times 390$ . — c. Filaments du gonimoblaste se ramifiant parmi les cellules stériles du thalle et produisant des carpospores (cap),  $\times 390$ .

d'une grosse cellule basale (*trazelle*), riche en contenu, qui porte un axe carpogonial composé de trois cellules dont la supérieure est le carpogone.

Après la fécondation, le carpogone émet un prolongement court et va fusionner avec la grosse cellule basale qui joue le rôle d'une cellule auxiliaire.

A partir de la cellule auxiliaire se développent, dans diverses directions, des filaments nombreux (fig. 314, *b*) qui se ramifient et se répandent dans le tissu de la plante, où ils produisent finalement à leurs extrémités de petits amas de carpospores. Le gonimoblaste est donc richement ramifié et il se distingue en une partie stérile formée de filaments et en une partie fertile constituée par les groupes de carpospores produits en certains points (fig. 314, *c*). Dans les exemples précédents, au contraire, le gonimoblaste se transformait presque totalement en carpospores.

### 7. CHYLOCLADIA KALIFORMIS (Rhodyméniales).

Le *Chylocladia Kaliformis* nous montre (fig. 315, *a*) un procarpe com-

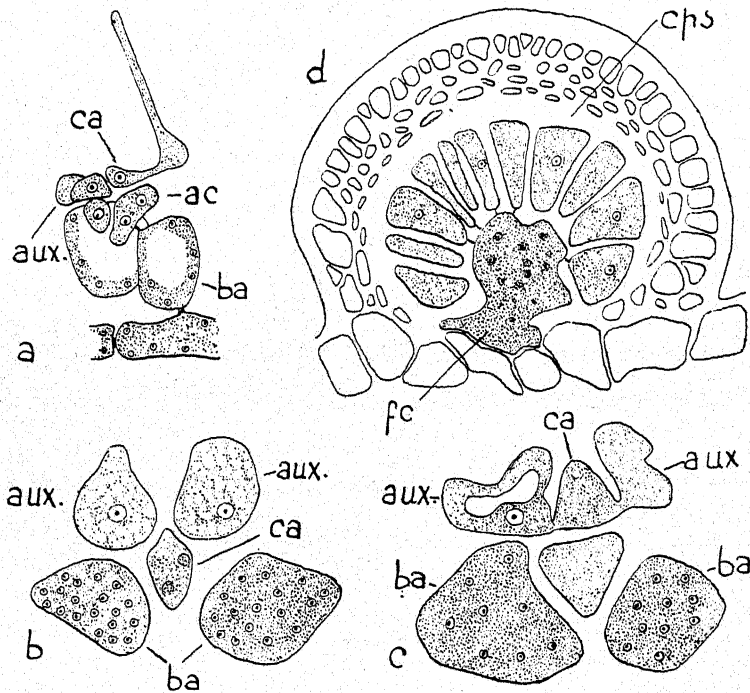


FIG. 315. — *Chylocladia Kaliformis* d'après KYLIN (1923) : *a*. Procarpe montrant le carpogone (*ca*), l'axe carpogonial (*ac*), l'une des deux cellules auxiliaires (*aux*) et deux cellules basales plurinucléées (*ba*),  $\times 720$ . — *b*. Coupe transversale du procarpe (même légende que pour la fig. *a*),  $\times 520$ . — *c*. Coupe transversale d'un procarpe après la fécondation, le carpogone a fusionné avec les cellules auxiliaires  $\times 520$ . — *d*. Coupe d'un cystocarp montrant une volumineuse cellule de fusion (*fc*) qui porte les carpospores,  $\times 200$ .

posé d'un axe carpogonial (*ac*) à quatre cellules et de deux cellules auxiliaires (*aux*), disposées latéralement par rapport à cet axe. Cet ensemble

existe avant fécondation, mais les cellules auxiliaires ne deviennent riches en contenu et par conséquent aptes à jouer leur rôle nourricier, que postérieurement à la fécondation. L'œuf fécondé produit d'abord des prolongements qui vont établir une fusion avec les cellules auxiliaires (fig. 315, c). De là partent ensuite des gonimoblastes très courts dont les cellules terminales deviennent des carpospores. Pendant ce développement, les cellules auxiliaires, les cellules de l'axe carpogonial et un certain nombre de cellules voisines fusionnent entre elles et il se forme ainsi finalement au milieu du cystocarpe (fig. 315, d) une volumineuse cellule de fusion (fc) qui contient de nombreux noyaux et porte les carpospores (cps) à sa surface.

Ce qui distingue le développement de l'œuf chez le *Chylocladia* et les genres voisins (*Lomentaria*, *Champia*) c'est, avec la présence d'un procarpe et de cellules auxiliaires présentes avant la fécondation, la formation de

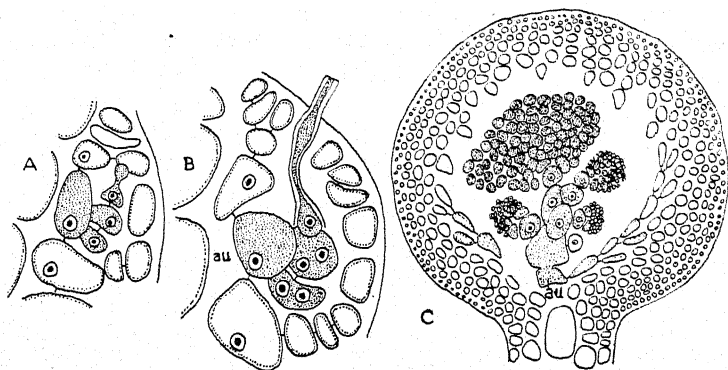


FIG. 316. — *Plocamium coccineum* : A. Procarpe jeune,  $\times 950$ . — B. Procarpe mûr avant la fécondation,  $\times 630$ . — C. Cystocarpe,  $\times 200$  (vu en coupe); cellule auxiliaire (au) d'après KYLIN (1930).

volumineuses cellules de fusion au sein de cystocarpes différenciés. Il y a formation de véritables *placentas*. C'est là un fait qui se retrouve chez plusieurs autres Floridées (*Gracilaria*, *Rissoella*, etc.).

Le développement de l'œuf chez les Floridées, comme le montrent les quelques exemples précédents, correspond à la formation d'un embryon à  $2n$  chromosomes qui vit en parasite sur le gamétophyte, avec lequel les points de contact peuvent être simples (*Nemalion*), multiples (*Dudresnaya*) ou très complexes (*Chylocladia*). Le résultat de ce développement est la formation d'un ou plusieurs *gonimoblastes* qui représentent des appareils producteurs de spores (*carpospores*). Les gonimoblastes peuvent être dépourvus d'enveloppe (*Acrochaetium*, *Nemalion*) mais, le plus souvent, une paroi se développe autour d'eux (*Scinaia*, *Chylocladia*, *Polysiphonia*, *Plocamium*, [fig. 316, c] etc.) et l'ensemble prend le nom de cystocarpe : il s'agit d'une sorte de fruit, parfois assez gros et visible à l'œil nu, souvent en forme d'urne ou de bouteille, percé d'un orifice à son sommet par lequel s'échappent à maturité de nombreuses carpospores.

L'existence d'un cystocarpe différencié coexiste avec des modes très différents du développement de l'œuf, c'est pourquoi la forme et l'apparence extérieure du cystocarpe ne joue pas de rôle dans la distinction des grands groupes de Floridées, qui est basée uniquement sur les différents types du développement des gonimoblastes, sur la constitution du procarpe, là où il existe, et sur l'existence et la situation des cellules auxiliaires.

## CYCLE DU DÉVELOPPEMENT DES FLORIDÉES.

### a. FLORIDÉES HAPLOBIONTES

Le développement de l'œuf fécondé chez les Floridées a donné lieu à un nombre considérable de travaux, ce qui s'explique par la difficulté qu'il y avait à débrouiller cette partie du cycle évolutif ; il est nécessaire maintenant, pour avoir une vue d'ensemble, d'envisager dans sa totalité le cycle de développement des Floridées.

Deux types peuvent être distingués dont le premier correspond à celui des Algues inférieures ou des Bangiacées : on le rencontre en particulier chez la *Nemalion* (fig. 317) et les Némalionales. La réduction chromatique a lieu dès la germination de l'œuf et les tétraspoires sont inconnues ou très rares. On suppose d'ailleurs que les tétraspoires, là où elles existent, se forment sans réduction chromatique. Le *Nemalion* et les Némalionales sont donc des *haplontes* : seul l'œuf est diploïde. Par suite de la prédominance de la phase haploïde et de l'absence d'une alternance entre générations distinctes, les Floridées qui, comme le *Nemalion*, présentent la réduction chromatique à la germination de l'œuf sont dites *haplobiontes* (SVEDELIUS, 1915). On range dans cette catégorie les *Acrochaetium*, les *Scinaia*, les *Batrachospermum*.

Une particularité notable est offerte par les *Batrachospermum* qui sont des Floridées d'eau douce composées de filaments ramifiés dans une abondante gelée les faisant ressembler à des pontes de Batraciens. La formation de l'œuf et son développement rappellent beaucoup le cas du *Nemalion*, mais ici les carpospores germent en donnant une Algue différente, se reproduisant par des spores solitaires ou *monospores* et connue sous le nom de *Chantransia*.

Sur le *Chantransia* se développe à un moment donné l'Algue sexuée, c'est-à-dire le *Batrachosperme*. Ceci a été établi par les travaux remarqua-

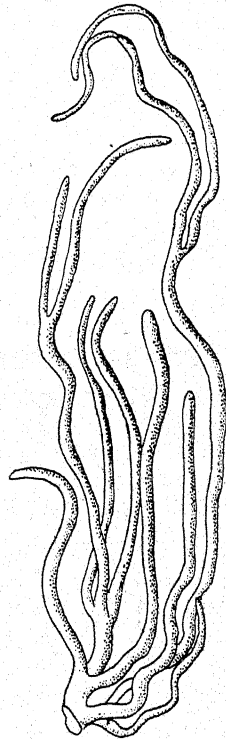


FIG. 317. — *Nemalion helminthoides*. Plante entière (2/3 gr. nat.). Original.

bles de SIRODOT (1884). En somme le *Chantransia* est comparable à un protonéma, mais à un protonéma capable d'une vie et d'une reproduction par spores indépendantes (1). Les *Chantransia* ne sont donc pas, comme on l'avait cru tout d'abord, une Algue indépendante, mais un simple stade dans le cycle évolutif des *Batrachospermum*. Nous avons ici le cas intéressant d'une alternance de formes qui n'est liée à aucun phénomène nucléaire.

#### b. FLORIDÉES DIPLOBIONTES

Le deuxième type de développement se rencontre chez toutes les Floridées en dehors du groupe des Némationales. On y trouve deux sortes de spores : des *tétraspores*, formées normalement avec réduction chromatique et des *carpospores*, formées sur un embryon sporogène provenant de l'œuf. Dans l'exemple devenu classique, qui est celui du *Polysiphonia violacea* (YAMANOUCHI, 1906), il y a trois sortes d'individus morphologiquement semblables, mais se développant à des saisons différentes : les uns sont sexués, soit mâles, soit femelles ; les autres sont asexués et porteurs de tétrasporanges. Or il est démontré qu'il y a alternance de générations entre les plantes sexuées formant le gamétophyte à  $n$  chromosomes et les plantes asexuées formant le sporophyte avec  $2n$  chromosomes. Par suite de la division du cycle évolutif en deux parties, les Floridées qui présentent les mêmes caractères que les *Polysiphonia*, sont appelées *diplobiontes* (SVEDELIUS).

À partir de la formation de l'œuf nous avons affaire à des cellules à  $2n$  chromosomes, par conséquent il s'agit du sporophyte, mais il y a lieu de distinguer dans ce sporophyte deux parties : l'une qui s'étend de l'œuf à la formation des carpospores est représentée par un embryon sporogène vivant en parasite sur le gamétophyte, l'autre qui se développe à partir des carpospores est libre et possède les caractères d'une plante indépendante, morphologiquement semblable au gamétophyte et produisant des tétraspores. On dit quelquefois qu'il y a deux sporophytes, un *carposporophyte* et un *tétrasperophyte*. Cette distinction est utile à faire et elle caractérise la plupart des Floridées diplobiontes. Récemment cependant une exception intéressante a été mise en évidence par ROSENVINGE chez le *Phyllophora Brodiaei* (fig. 318), où le tétrasporophyte est parasite sur le gamétophyte : en effet les filaments gonimoblastiques issus des cellules auxiliaires, au lieu de produire des carpospores à leurs extrémités, produisent directement des tétraspores. Il y a donc, dans ce cas, un raccourcissement du cycle évolutif, entraînant la suppression des carpospores et celle du tétrasporophyte en tant que plante indépendante.

L'histoire du *Phyllophora Brodiaei* est d'autant plus intéressante que l'ensemble des tissus producteurs de tétrasporanges avaient été décrits

1. On pourrait donc y voir un *pléthysmothalle* suivant la terminologie de SAUVAGEAU (voir p. 233).

antérieurement comme une Floridée spéciale parasite sur le *Phyllophora* et avaient reçu le nom d'*Actinococcus subcutaneus*.

A vrai dire plusieurs algologues n'admettaient pas l'existence de ce parasite (DARBISHIRE, 1894-1899) et CHEMIN (1927), ce dernier appuyant son opinion sur des essais de culture ; l'explication complète de l'*Actinococcus* est due à ROSENVINGE (1929) qui a montré que cette production énigmatique correspond au développement d'un gonimoblaste producteur de tétraspores. Celui-ci prend naissance aux dépens d'une cellule auxiliaire

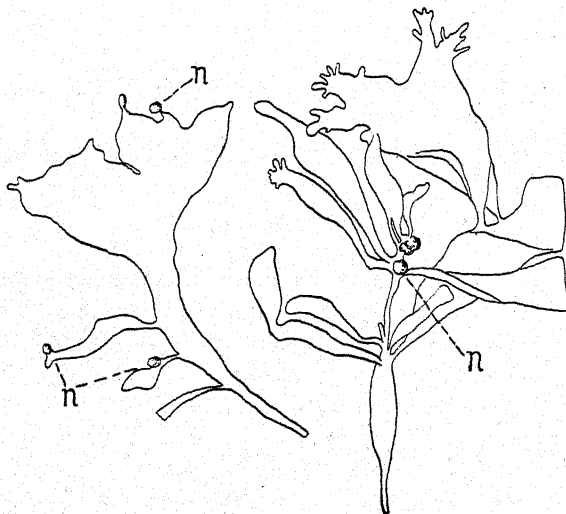


FIG. 318. — *Phyllophora Brodiaei* portant des némathécies (n) considérées autrefois comme un parasite (*Actinococcus*) ; d'après K. ROSENVINGE (1929).

et se trouve précédé sans doute d'une fécondation, puisque, d'après KYLIN (1930), la réduction chromatique a lieu dans les tétrasporanges de l'« *Actinococcus* ».

L'*Ahnfeltia plicata*, étudié récemment par CHEMIN (1930) et par K. ROSENVINGE (1931), possède aussi un pseudo-parasite, le *Sterrocolax decipiens*, qui n'est autre, d'après ROSENVINGE (1931), qu'une némathécie, ou fructification appartenant à l'*Ahnfeltia*. Celle-ci diffère de l'« *Actinococcus* », en ce qu'elle ne dérive pas d'une fécondation, mais qu'elle se développe d'une manière apogamique et qu'elle produit seulement des monospores.

#### ALTERNANCE DES GÉNÉRATIONS ET SES VARIATIONS.

Le développement du *Polysiphonia violacea* représente l'exemple le mieux connu et le plus typique du développement des *Floridées diplobiontes*. Il est caractérisé par l'identité morphologique du gamétophyte et du spo-

rophyte, mais il n'en est pas toujours ainsi et, par exemple chez les *Galaxaura*, les plantes sexuées et les plantes tétrasporangifères sont très différentes morphologiquement (HOWE, BÖRGESSEN) et elles avaient été décrites antérieurement par KJELLMANN comme des espèces différentes. Quelques autres cas peuvent être cités : l'*Halarachnion ligulatum*, dont les gamétophytes seuls sont connus à Helgoland, possède un sporophyte de très petite taille qui a été obtenu en culture (DAMMANN, 1930). Au contraire, chez l'*H. floridanum*, les plantes tétrasporangifères sont de taille normale.

L'alternance caractéristique des diplobiontes est sans doute largement répandue chez les Floridées pourvues de tétrasporanges. La cytologie en a fourni la démonstration non seulement chez les *Polysiphonia*, mais encore chez les *Delesseria* (SVEDELIUS), *Nitophyllum* (SVEDELIUS), *Rhodomela*, *Griffithsia*, *Cystoclonium* (KYLIN, 1923) et quelques autres genres. La réduction chromatique a été constatée le plus souvent dans les tétrasporanges tétraédriques, mais elle peut aussi se produire au cours de la division d'un tétrasporange sérié (*Corallina*, *Cystoclonium*).

Les cultures de LEWISS (1912) sont venues d'autre part confirmer les résultats des cytologistes. La germination des carpospores de *Polysiphonia violacea* a fourni seulement des plantes tétrasporangifères. Les tétraspores de *Griffithsia bornetiana* ont produit en germant 23 plantes qui ont été amenées jusqu'à la fructification ; or 11 d'entre elles étaient femelles et les 12 autres mâles. Les tétraspores de *Dasya elegans* n'ont donné que des plantes sexuées. Ces expériences, bien qu'elles soient les seules connues sur

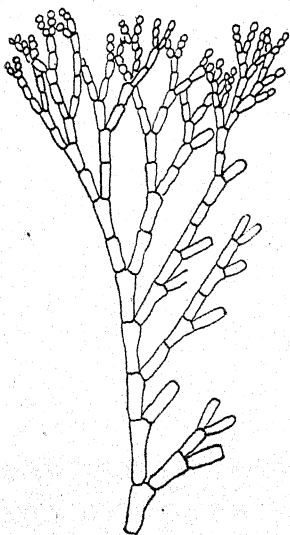


FIG. 319. — *Griffithsia coralina*, Rameau,  $\times 2,4$ . Original.

ce sujet, ont certainement une très grande valeur démonstrative.

Malgré les travaux d'une importance fondamentale que nous venons d'analyser, on ne saurait oublier les nombreux cas particuliers qui font exception à la règle générale et qui pourraient conduire à modifier une conception trop schématique du cycle évolutif.

Chez les Némationales qui représentent les Floridées haplobiontes, il existe parfois des tétrasporanges. On les rencontre d'après G. HAMEL dans les espèces suivantes d'*Acrochaetium* : *A. Thuretii*, *A. Daviesii*, *A. virgatum*, *f. secundata* et *f. tetrica*, *A. polyblastum*, *A. cytophagum*, *A. Dumontiae*, *A. efflorescens*, *A. pectinatum*, *A. minutum*, *A. caespitosum*. Ces tétrasporanges sont cruciés et l'on peut supposer qu'ils sont formés sans réduction chromatique. Chez l'*A. efflorescens*, ROSENVINGE (1909) croit cependant qu'il existe une alternance entre la plante sexuée, qui se rencontre en

juillet et en août et la plante asexuée portant des tétrasporanges qui vit au printemps. Il n'est donc pas impossible que l'*A. efflorescens*, bien qu'appartenant aux Némalionales, soit une diplobionte.

Nous pouvons à la rigueur admettre que, dans un même genre, certaines espèces soient haplobiontes et d'autres diplobiontes. D'ailleurs dans une même famille, celle des Chaetangiacees, les *Scinaia* sont haplobiontes et les *Galaxaura* très probablement diplobiontes.

Est-il possible qu'une même espèce se comporte tantôt comme une haplobionte, tantôt comme une diplobionte ? C'est la question que se pose KNIEP (1928) à propos du *Gloiosiphonia capillaris* qui n'est connu dans certaines régions qu'à l'état de plantes sexuées (Helgoland) et dans d'autres contrées sous deux états, sexué et tétrasporangifère. Comme la fécondation a lieu normalement à Helgoland, on peut supposer que la réduction chromatique lui succède immédiatement, tandis qu'elle se produit dans les tétrasporanges, là où ceux-ci existent.

Le cycle évolutif des diplobiontes peut enfin se trouver modifié par des cas de parthénogénèse ou d'aposporie. Il est bien connu en effet que beaucoup de Floridées et particulièrement des *Callithamnion* peuvent porter exceptionnellement à la fois des organes sexués et des tétrasporanges. L'exemple le plus typique est celui du *C. corymbosum* (THURET et BORNET, 1878, p. 69).

Il semble que l'on ait affaire le plus souvent à des plantes haploïdes chez lesquelles la formation des tétrasporanges n'est pas accompagnée de la réduction chromatique habituelle. Dans le *Nitophyllum punctatum* la cellule-mère du tétrasporange ne se divise même pas et il se forme une monospore (SVEDELIUS). Il est plus rare sans doute que les plantes sexuées et tétrasporangifères soient diploïdes, portant des tétrasporanges normaux et des carpogones avortés ou parthénogénétiques.

#### RELATIONS AVEC LES AUTRES CRYPTOGAMES.

Le groupe des Floridées montre beaucoup d'unité : le caractère du pigment, qui pourrait n'avoir aucune importance, se trouve lié ici à l'existence de phénomènes reproducteurs tout à fait spéciaux, qui permettent de considérer les Floridées comme un groupe hautement différencié parmi les Algues. Cependant on ne saurait comparer avec beaucoup de vraisemblance les Floridées aux Muscinées comme on l'a fait quelquefois, car il y a bien peu de véritable analogie entre le gonimoblaste et le sporogone des Mousses.

Par ailleurs il paraît certain que les Bangiacees établissent un lien entre les Floridées et les Cyanophycées et que les Algues bleues et les Algues rouges peuvent avoir eu des ancêtres communs. Il serait trop long d'autre part de rechercher quels peuvent être les points communs entre les Champignons Ascomycètes et les Floridées : il nous suffit de constater l'existence de similitudes assez nombreuses entre ces deux grands groupes de Thallo-

phytes, ce qui a permis de soutenir autrefois que l'origine des Ascomycètes devait être recherché parmi les Floridées, opinion abandonnée aujourd'hui.

#### CLASSIFICATION.

La classification des Floridées est basée sur les différents types de développement de l'œuf tels qu'ils nous sont connus par les travaux de BORNET et THURET, SCHMITZ, PHILLIPS, ROSENVINGE, KYLIN. En se fondant sur la cytologie et l'alternance des générations, SVEDELIUS a distingué les *Floridées haplobiontes* et les *Floridées diplobiontes*.

Les Floridées comprennent d'après SCHMITZ (1883 et 1897) cinq ordres : *Némalionales*, *Cryptonémiales*, *Céramiales*, *Gigartinales* et *Rhodyméniales*. Cette classification a été modifiée récemment par KYLIN qui a créé deux nouveaux ordres, celui des *Gélidiales* (1923) et celui des *Némastomales* (1925) ; tout récemment enfin (1932) l'ordre des *Némastomales* a été supprimé par son auteur qui reprend l'ancien nom de *Gigartinales*.

Nous diviserons les Floridées, d'après ces travaux, en *Némalionales*, *Gélidiales*, *Cryptonémiales*, *Gigartinales*, *Rhodyméniales*, et *Céramiales*. Comme on le voit, c'est l'ancienne classification de SCHMITZ augmentée de l'ordre des *Gélidiales*.

#### I. NÉMALIONALES

Floridées haplobiontes (réduction chromatique dès la première division de l'œuf) (1). Il n'existe pas de cellules auxiliaires typiques et les gonimoblastes se développent directement à partir du carpogone. Il peut y avoir des cellules nutritives isolées ou groupées (*Scinaia*, *Bonnemaisonia*, etc.) et parfois des tétraspores sont connues, mais ces dernières se forment probablement sans réduction chromatique.

1. **Helminthocladiacées** (*Helminthocladia*, *Nemalion*, *Acrochaetium*, *Batrachospermum*).
2. **Chaetangiacées** (*Scinaia*, *Galaxaura*).
3. **Naccariacées** (*Naccaria*, *Attractophora*).
4. **Bonnemaisoniacées** (*Bonnemaisonia*, *Asparagopsis*).

#### II. GÉLIDIALES

Floridées diplobiontes (comme le sont toutes les Floridées à l'exception des Némalionales), possédant des tétraspores où s'opère la réduction chromatique. Il n'y a pas de cellules auxiliaires typiques, mais seulement des cellules nourricières et les gonimoblastes se développent directement à partir du carpogone.

1. **Gélidiacées** (*Gelidium* [fig. 320], *Caulacanthus*).

1. Sauf peut-être chez les *Galaxaura*.

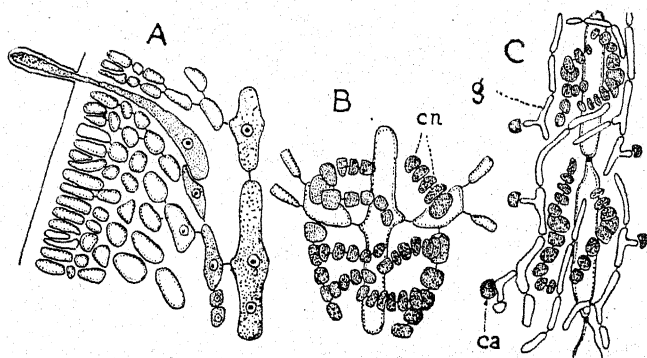


FIG. 320. — *Gelidium cartilagineum* : A. Carpogone mûr avant la fécondation. — B. Cellules nourricières (groupées en un « tissu nourricier »). — C. Filaments du gonimoblaste (g) au milieu du tissu nourricier avec de jeunes carpospores (ca),  $\times 533$  ; d'après KYLIN. (1928).

### III. CRYPTONÉMIALES

Il existe en général des cellules auxiliaires. L'œuf fécondé donne naissance

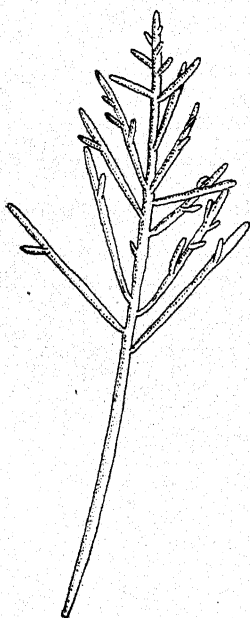


FIG. 321. — *Chondria caerulea* (9/10 gr. nat.). Original.

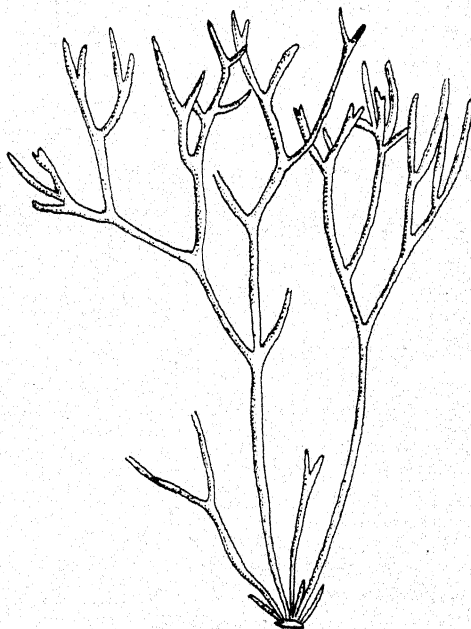


FIG. 322. — *Polyides rotundus* (9/10 gr. nat.). Original.

à des filaments sporogènes qui se mettent en relation avec des cellules nourricières et avec des cellules auxiliaires. Celles-ci occupent une place déter-

minée, mais elles ne sont pas annexées au carpogone, étant dispersées à l'intérieur du thalle (sauf chez les *Gloiosiphonia*). L'œuf donne naissance à un nombre souvent élevé de gonimoblastes correspondant à chaque cellule auxiliaire. Toutes les cellules des gonimoblastes (ou presque toutes) se transforment en carpospores.

Familles :

1. **Gloiosiphoniacées** (*Gloiosiphonia*, *Thuretella*).
2. **Grateloupiacées** (*Grateloupia*).
3. **Dumontiacées** (*Dumontia*, *Dilsea*, *Dudresnaya*, *Acrosymphyton*).
4. **Rhizophyllidacées** (*Polyides* [fig. 322], *Rhizophyllis*).
5. **Squamariacées** (*Peyssonnelia*).
6. **Corallinacées** (*Corallina*, *Melobesia*, *Lithothamnion*, *Lithophyllum*, *Epilithon*).
7. **Callyménéiacées**.

#### IV. GIGARTINALES

Le groupe des Gigartinales, tel qu'il est compris aujourd'hui par KYLIN (1932), comprend les Gigartinacées et les nombreuses familles placées auparavant dans l'ordre des Némastomales (KYLIN, 1925). Ce dernier ordre, devenu superflu, n'a plus de raison d'être.

Voici quels sont, d'après KYLIN (1932, p. 76), les caractères généraux des Gigartinales et les principales familles que l'on peut réunir sous cette dénomination.

Chez toutes les Gigartinales, à l'exception toutefois des Cruoriacées, il existe des cellules auxiliaires typiques ; ces dernières correspondent le plus souvent à des cellules végétatives ordinaires qui ne se trouvent pas sur des rameaux spéciaux. Les axes carpogoniaux se trouvent sans connexion avec les cellules auxiliaires et il n'y a pas de procarpes, ou bien les cellules auxiliaires font partie de l'axe carpogonial et un procarpe est présent.

1. **Cruoriacées** (*Cruoria*).
2. **Calosiphoniacées** (*Calosiphonia*).
3. **Nemastomacées** (*Nemastoma*, *Platoma*, *Schizymenia*).
4. **Furcellariacées** (*Halarachnion*, *Furcellaria*).
5. **Solieriacées** (*Solieria*).
6. **Rissoellacées** (*Rissoella*).
7. **Rhabdoniacées** (*Catenella*, *Rhabdonia*, *Erythroclonium*).
8. **Rhodophyllidacées** (*Cystoclonium*, *Rhodophyllis*, *Calliblepharis*).
9. **Hypnéacées** (*Hypnea*).
10. **Plocamiacées** (*Plocamium*).
11. **Sphaerococcacées** (*Sphaerococcus*).
12. **Gracilariacées** (*Gracilaria*).

13. **Phylloporacées** (*Phyllophora*, *Stenogramma*, *Gymnogongrus*, *Ahnfeltia*).

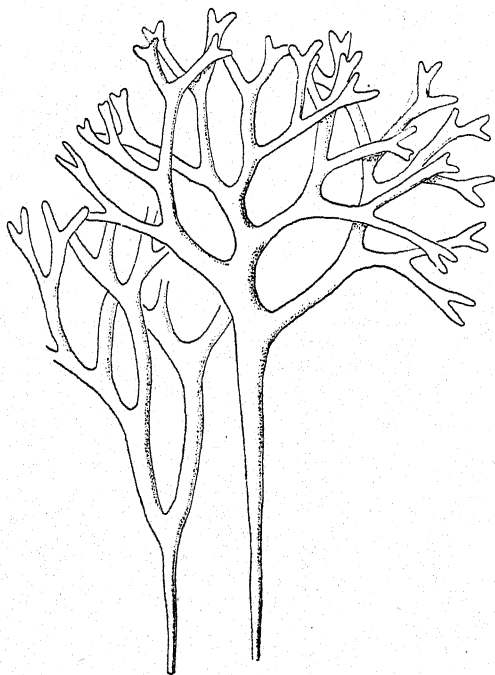


FIG. 323. — *Chondrus crispus* (4/5 gr. nat.). Original.

14. **Gigartinacées** (*Chondrus* [fig. 323], *Gigartina*, *Iridaea*, *Rhodoglossum*, *Euthora*, *Turnerella*).

#### V. RHODYMÉNIALES

Il existe des cellules auxiliaires typiques reconnaissables avant fécondation, mais qui ne deviennent riches en contenu que postérieurement à celle-ci. Des procarpes sont présents.

Familles :

1. Rhodyméniacées (*Rhodymenia*, *Faucheia*, *Chrysymenia*).
2. Champiacées (*Chylocladia*, *Champia*, *Lomentaria*).

#### VI. CÉRAMIALES

Il existe un procarpe bien défini, formé par l'axe carpogonial et les cellules auxiliaires voisines. Ces dernières sont formées seulement après fécondation aux dépens de leurs cellules-mères. Le carpogone entre en contact

après fécondation avec les cellules auxiliaires, par l'intermédiaire d'une cellule très courte, ou parfois même directement.

Familles :

1. **Céramiacées** (*Ceramium*, fig. 324 et fig. 325, *Wrangelia*, *Callitham-*

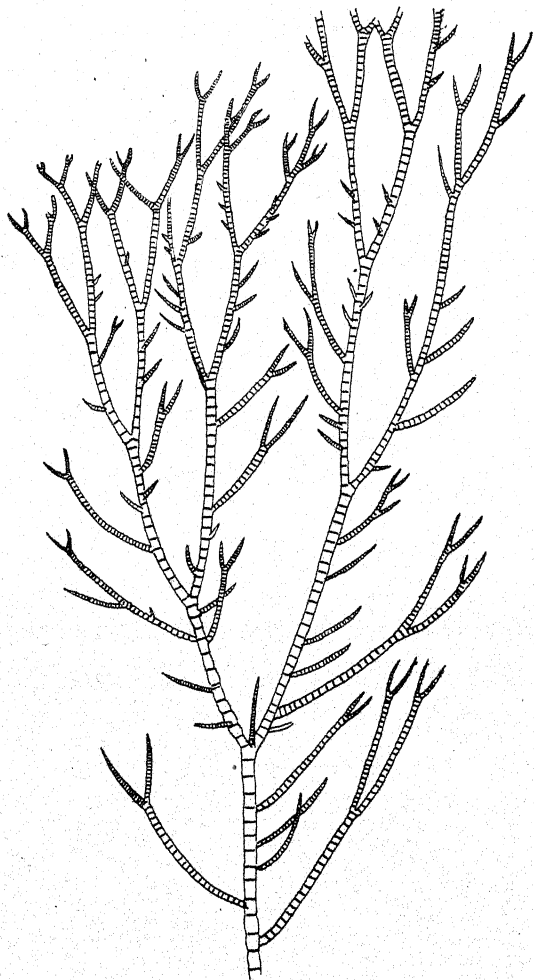


FIG. 324. — *Ceramium rubrum*,  $\times 2,4$ . Original.

*nion*, *Spermothamnion*, *Pleonosporium*, *Antithamnion*, *Antithamnionella*, *Griffithsia*, *Ptilota*).

2. **Delesseriacées** (*Delesseria*, *Hydrolapathum*, *Apoglossum*, *Nitophyllum*).
3. **Rhodomélacées** (*Rhodomela*, *Polysiphonia*, *Dasya*, *Chondria*, *Laurencia*, *Ricardia* (KYLIN, 1928)).

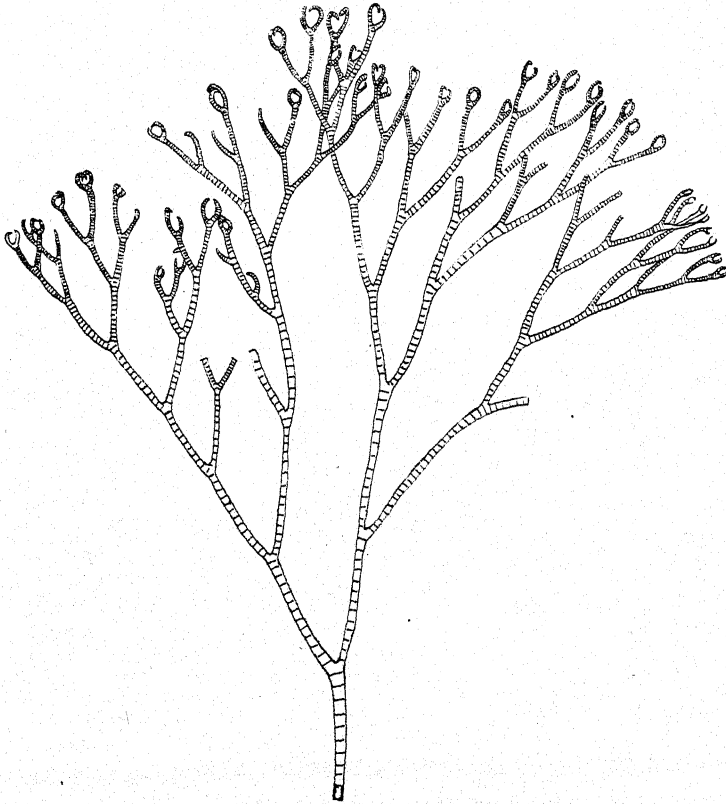


FIG. 325. — *Ceramium echionotum*,  $\times 3,6$ . Original.

## BIBLIOGRAPHIE

### BANGIACÉES.

- BERTHOLD. — Zur Kenntniss der Siphoneen u. Bangiaceen (*Mitteilungen Zool. Stat. zu Neapel*, II. Leipzig, 1882).
- Die Bangiaceen des Golfs von Neapel (*Fauna u. Flora ; monographie*, VII. Leipzig, 1882).
- DANGEARD (Pierre). — Recherches sur les *Bangia* et les *Porphyra* (*Le Botaniste*, XVIII, p. 1-63, 1927).
- Sur la mobilité de certaines cellules du *Porphyridium cruentum* Näg. (*C. R. Ac. Sc.*, 190, p. 819, 1930).
- Sur quelques *Erythrotrichia* et *Erythrocladia* de Banyuls et du Croisic (*Le Botaniste*, XXIV, 1932).
- DERBÈS et SOLIER. — Mémoire sur quelques points de la physiologie des Algues (Paris, 1856).

- GEITLER (L.). — *Porphyridium sordidum* n. sp. eine neue Süßwasserbangiale (Arch. f. Protistenk., 76, p. 595, 1932).
- GRUBB (V. M.). — Observations on the Ecology and Reproduction of *Porphyra umbilicalis* (L) J. Ag. (Rev. Algol., I, n° 3. Paris, 1924).
- HAMEL (G.). — Bangiales in Floridées de France (Rev. Algol., t. I, 1924).
- ISHIKAWA (M.). — Cytological studies on *Porphyra tenera* Kjellm. (Bot. Mag., 35. Tokyo, 1921).
- JANCZEWSKI. — Etude anatomique sur les *Porphyra* (Ann. des Sc. nat., 5<sup>e</sup> série, t. XVII, 1878).
- KYLIN (H.). — Ueber die Entwicklungsgeschich. der Bangiaceen (Arkiv. f. Botan., Bd. 17, 1922).
- Some physiological remarks on the relationship of the Bangiales (Botan. Notiser, p. 417-420, 1930).
- OKAMURA (K.), ONDO (K.), HIGASHI (M.). — Preliminary notes on the development of the carpospore of *Porphyra tenera* Kjell. (Botan. Magaz., p. 131, pl. III. Tokio, 1920).
- REINKE. — Ueber die Geschlechtspfl. von *Bangia fusco-purpurea* (Botan. Jahrb., XI, 1878).
- ROSENVINGE (K.). — Marine Algae of Denmark (Mém. de l'Académie Roy. des Sc. et des Lettres de Danemark, 7<sup>e</sup> série, Sect. des Sc., t. VIII, n° 1, 1909).
- Remarques sur les Protofloridées (Nuova Notarisia, fasc. commém., p. 189, 1925).
- SCHMITZ (Fr.). — Bangiales in Engler et Prantl (Natürl. Pfl. fam. Leipzig, 1896).
- SVEDELIUS (N.). — Bangiales in Engler et Prantl (Natürl. Pfl. fam. Nachr. Leipzig, 1911).
- THURET et BORNET. — Etudes phycologiques (Paris, 1878).
- THURET. — In Le Jolis, Algues marines de Cherbourg, 1863.
- YENDO (K.). — The germination and development of some marine algae (Bot. Magaz., vol. 33, p. 171. Tokio, 1919).

## FLORIDÉES.

- BATEN LILY. — The genus *Polysiphonia* Grev. a critical revision of the british species, based upon Anatomy (Journ. of Linn. Soc., 46, p. 271-341, pl. 22-25, 1923).
- BLIDING (C.). — Studien über die Florideenordnung Rhodymeniales (Lunds Univers. Arsskr. N. F. A., vd. 2, Bd. 24, 1928).
- BORNET et THURET. — Recherches sur la fécondation des Floridées (Ann. Sc. Natur. Bot., 5<sup>e</sup> s., 7, p. 137-166, 1867).
- CHEMIN (E.). — Sur la signification biologique des monospores de *Monospora pedicellata* Sol. (C. R. Soc. Biol., XCIX, p. 442, 1928).
- Multiplication végétative et dissémination chez quelques Algues Floridées (Trav. Stat. Biol. Roscoff, fasc. 7, 1928).
- Sur la présence de galles chez quelques Floridées (Rev. Algol., t. V, fasc. 3, 1930).
- Sur l'état de l'iode chez quelques Floridées (Rev. génér. de Bot., t. XL, 1928).
- *Ahnfeltia plicata* Fries et son mode de reproduction (Bull. Soc. bot. Fr., 77, p. 342, 1930).

- CLAUSSEN (H.). — Zur Entwicklungsgeschichte von *Phyllophora Brodiaei* (Ber. d. deutsch. bot. Gesell., XLVIII, p. 544, 1929).
- DANGEARD (Pierre). — Sur les chromatophores de l'*Acrochaetium caespitosum* Naeg. (Bull. Soc. Bot. Fr., 76, p. 1043-1048, 1929).
- Sur quelques algues iodifères nouvelles (C. R. Ac. Sc., 189, p. 862, 1929).
- Recherches sur les iodures, l'iodovolatilisation et les oxydases chez les Algues marines (Le Botaniste, XXII, p. 31-70, 1930).
- DREW (K. M.). — A revision of the genera *Chantransia*, *Rhodochorton* and *Acrochaetium* (Univers. Calif. Publ. Bot., 14 (5), p. 139-224, pl. 37-48, 1928).
- GARDNER (N. L.). — New Rhodophyceae from the Pacific coast of North America (Univers. of Calif. Publ. Bot., 13, p. 205-226, 235-272, 1926-1927).
- GRUBB (V.). — The male organs of the Florideae (Linn. Soc. Journ. Bot., 49, p. 177-255, 1925).
- GUIGNARD (L.). — Développement et constitution des anthérozoïdes des Floridées (Rev. gén. de Bot., I, 1889).
- HAMEL (G.). — Floridées de France, VI (Rev. Algol., t. V. Paris, 1930).
- KILLIAN (C.). — Le développement morphologique et anatomique du *Rhodomenia palmata* (Ann. Sc. Bot., 10<sup>e</sup> s., VIII, p. 189, 1926).
- KYLIN (H.). — Über Phycoerythrin und Phycocyan bei *Ceramium rubrum* (Zeitschr. f. Physiol. Chemie, Bd. 69, p. 169-239, 1910).
- Über die roten und blauen Farbstoffe der Algen (Ibid., Bd. 76, 1912).
- Ueber die Befruchtung und die Reduktionsteilung bei *Nemalion multifidum* (Ber. d. deutsch. bot. Gesell., 34, 1916).
- Ueber die Entwicklungsgeschichte von *Batrachospermum moniliforme* (Ibid., 35, 1917).
- Ueber die Keimung des Florideensporen (Arkiv. f. Botan., Bd. 14, n° 22, 1917).
- Bemerkungen über einige Ceramium-Arten. (Botan. Notiser, p. 443-452, 1924).
- The marine red Algae in the vicinity of the biological Station at Friday Harbor, Wash. (Lunds Univers. Arsskr. N. F., Bd. 21, n° 9, 1925).
- Studien über die Delesseriaceen (Lunds Univers. Arsskr. N. F., Adv. 2, Bd. 20, n° 6, 1924).
- Über die Blasenzellen der Florideen (Botan. Notiser, Lund, 1927).
- Über *Falkenbergia Hillebrandii* und ihre Beziehung zur Abspaltung von Iod. (Botan. Notiser, p. 233-254, Lund, 1928).
- Entwicklungsgeschichtliche Florideenstudien (Lunds Univers. Arsskr. N. F. Adv. 2, Bd. 24, n° 4, 1928).
- Über das Vorkommen von Iodiden, Bromiden und Iodidoxydasen bei den Meeresalgen (Hoppe-Seylers' Zeitschr. f. Phys. Chem., 186, p. 50, 1929).
- Über die Entwicklungsgeschichte der Florideen (Lunds Univers. Arsskr. N. F., Adv. 2, Bd. 26, n° 6, 1930).
- Über die Blasenzellen bei *Bonnemaisonia*, *Trailiella*, und *Antithamnion* (Zeitschr. f. Botan., Bd. 23, 1930).
- LEMOINE (M<sup>me</sup> Paul). — Sur la répartition des algues calcaires (Corallinacées) en profondeur, en Méditerranée (C. R. Ac. Sc., 179, p. 201, 1924).
- LEWISS (J. F.). — Alternation of generation in certain Florideae (Bot. Gaz., 53. Chicago, 1912).

- OLLIVIER (G.). — Sur les bromuques de diverses Céramiacées (*C. R. Ac. Sc.*, t. 186, p. 1232. Paris, 1928 et *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, n° 529, 1928).
- PERROT et GATIN. — Les algues alimentaires d'Extrême-Orient (*Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, t. 3. Paris, 1912).
- PHILLIPS (R. W.). — On the structure of *Spyridia filamentosa* (Wulff) Harv. and the affinities of the genus (*Ann. of Bot.*, 38, p. 547-561, 1924).
- The ceramidium of *Polysiphonia* (*New Phytologist*, 23, pp. 142-149. Londres, 1924).
  - On the genera *Phyllophora*, *Gymnogongrus* and *Ahnfeltia* and their parasites (*New Phytologist*, 24, n° 4, pp. 241-255, 1925).
  - On the origin of the cystocarp in the genus *Gracilaria* (*Ann. of Bot.*, 39, p. 787-803, 1925).
  - On the form of protoplast in cells of the genus *Ceramium* and those of *Dasya coccinea* (*The new Phytol.*, 25, p. 277-293, 1926).
- ROSENVINGE (K.). — The marine Algae of Denmark (*Mémoires de l'Académie Royale des Sc. et des Lettres de Danem. Rhodophyceae*, I, II, III, IV, 1909-1931).
- On Mobility of the spores of Rhodophyceae (*Bot. Tidskr.*, Bd. 40, H. 1, p. 1-10, 1927).
  - « *Phyllophora Brodiaei* » and « *Actinococcus subcutaneus* » (*Dansk. Vidensk. Selsk. Biol. Medd.*, VII, p. 1-40, 1929).
  - The reproduction of « *Ahnfeltia plicata* » (*Ibid.*, X, p. 1-29, 1931).
- SAUVAGEAU (C.). — Utilisation des Algues marines (Doin, édit. Paris, 1920).
- Sur la gélose des Algues Floridées (*Bull. Stat. biolog. d'Arcachon*, 1921).
  - Sur quelques Algues Floridées renfermant de l'iode à l'état libre (*Bull. St. biolog. d'Arcachon*, t. 22, p. 3-43. Bordeaux, 1925).
  - Sur quelques Algues Floridées renfermant du brome à l'état libre (*Ibid.*, 23, 1926).
  - Sur le *Fucus lutarius* et sur l'iode libre de certaines Algues (*Ibid.*, t. 24, 1927).
  - Un dernier mot sur les ioduques et les bromuques (*Ibid.*, 1928).
- SCHUSSNIG (Br.). — Zur Prokarprienbildung von *Spermothamnium roseolum*. Eine Erwiderung (*Arch. f. Protistenk.*, 65, 1929).
- Das Prokarpium der Ceramiaceen (*Arch. f. Protistenk.*, 69, 1930).
- SCHMITZ (Fr.). und HAUPTFLEISCH. — Rhodophyceae (*Engler u. Prantl. Natürl. Pflanz. fam.*, 1897).
- SIRODOT. — Les Batrachospermes (Paris, 1884).
- STURCH (H. H.). — On the life history of *Harveyella pachyderma* and *H. mirabilis* (*Ann. of Botan.*, 38, p. 27-42, 1924).
- *Choreocolax Polysiphoniae* Reinsch. (*Ann. of Bot.*, 40, p. 585-605, 1926).
- SVEDELIUS (N.). — Über den Generationwechsel bei *Delesseria sanguinea* (*Svensk. Bot. Tidskr.*, 5. Stockholm, 1911).
- Zytolog. Entwicklungsgesch. Studien über *Scinaia* (*Nova acta reg. soc. sc. Upsaliensis*, sér. 4, vol. 4. Upsala, 1915).
  - Discussion on nuclear phases and alternation in Algae. Rhodophyceae (*Abstracts of communic., V. Intern. Bot. Congress. Cambridge*, 1930).
  - The seasonal Alternation of Generations of *Ceramium corticatum* in the

- Baltic (A contribution to the periodicity and ecologie of the marine Algae) (*Nova acta reg. Soc. scient. Upsaliensis*, vol. extr., éd. 1927).
- WESTBROOK (M. A.). — Contributions to the cytology of tetrasporic Plants of *Rhodymenia palmata* (L.) Grev. and... (*Ann. of Bot.*, 42, p. 149, 1928).
- *Callithamnion tetricum* (Dillw.) Ag. (*Journ. of Botany*, 1930).
- YAMANOUCHI (S.). — The life-history of *Polysiphonia violacea* (*Bot. Gaz.*, 42, 1906).
- Life history of *Corallina officinalis* var. *mediterranea* (*Bot. Gaz.*, 72, 90-96, 1921).
-

## CHAPITRE XVIII

# MYXOPHYCÉES

### (CYANOPHYCÉES)

#### Caractères généraux.

Les Myxophycées, encore appelées Cyanophycées ou Algues bleues, sont très répandues dans la nature où elles se rencontrent sur la terre humide, les rochers suintants, dans les eaux douces ou marines. Elles abondent particulièrement dans les eaux thermales. Leurs caractères sont tellement parti-

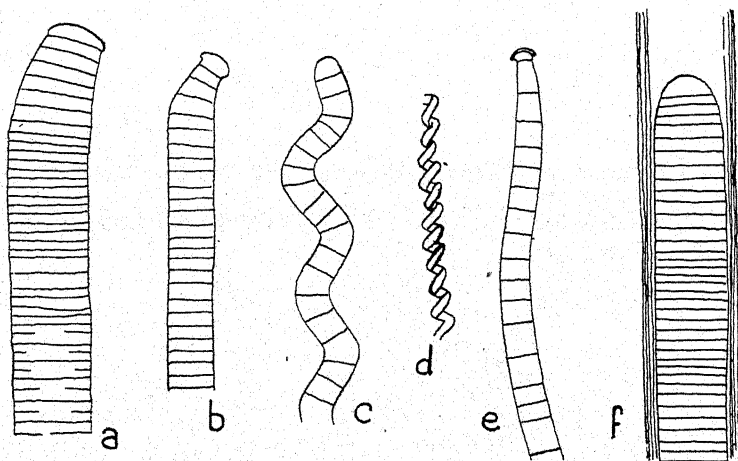


FIG. 326. — Oscillariées d'après GOMONT (1892) : a. *Oscillatoria princeps* Vauch.,  $\times 270$ . — b. *O. proboscidea* Gomont,  $\times 535$ . — c. *Arthrospira Jenneri* Stiz.,  $\times 535$ . — d. *Spirulina major* Kütz.,  $\times 720$ . — e. *Phormidium javosum* Gomont,  $\times 535$ . — f. *Lyngbya major* Menegh.,  $\times 535$ .

culiers qu'on les oppose parfois aux autres Algues et même aux autres Végétaux. L'absence de noyau différencié est tout d'abord remarquable, c'est là une exception à peu près unique ; mais, comme nous le verrons, s'il n'y a pas de noyau individualisé, il y a néanmoins de la chromatine. Enfin, les plastes et les chondriosomes ne sont pas connus chez les Cyanophycées.

Le pigment des Algues bleues, tout en permettant de reconnaître facilement la plupart des types de ces Algues n'est pas spécialement caractéristique : il s'agit en effet de *phycocyanine*, pigment bleu qui se rencontre également chez les Floridées, et assez souvent de *phycoérythrine* (1) qui lui est associée en proportions variables, ce qui complète l'analogie avec les Floridées. Le pigment assimilateur est, comme toujours, de la chlorophylle qui se présente à l'état diffus, imprégnant la couche pariétale de protoplasme et qui est masquée plus ou moins par les autres pigments.

Le thallé présente d'ordinaire une grande simplicité, au moins en apparence. Le type filamenteux sans ramification est très commun, il se rencontre par exemple chez les Oscillaires (fig. 326), Algues qui ont la propriété curieuse de se déplacer et, de manifester parfois des mouvements d'oscillation, bien qu'elles n'aient aucun organe spécial de locomotion. La croissance d'un filament d'Oscillaire, comme il est fréquent chez les Cyanophycées, est intercalaire et les nouvelles cloisons cellulaires se forment comme des anneaux qui s'accroissent vers l'intérieur (fig. 326, a). La rapidité des divisions cellulaires est telle qu'il est fréquent de voir apparaître de nouvelles cloisons entre les cellules-filles, avant que leur propre séparation ne soit complète.

La cellule, chez toutes les Cyanophycées, comprend une couche de protoplasme pariétal et un corps central chromatique (fig. 327). La nature de ce corps central a été longuement discutée par les algologues et les cytologistes. On s'accorde toutefois pour y reconnaître l'existence de chromatine groupée en granules, en filaments ou en un réseau, mais ce complexe n'est jamais entouré d'une membrane spéciale et il n'est pas possible de distinguer des chromosomes ; la division a lieu par étranglement et elle rappelle très vaguement une mitose. Le noyau des Cyanophycées est donc tout à fait spécial et il est assez suggestif de l'assimiler à un noyau qui serait constamment en état de division, d'où l'absence constatée de membrane.

Dans le protoplasme s'observent diverses inclusions, telles que vacuoles

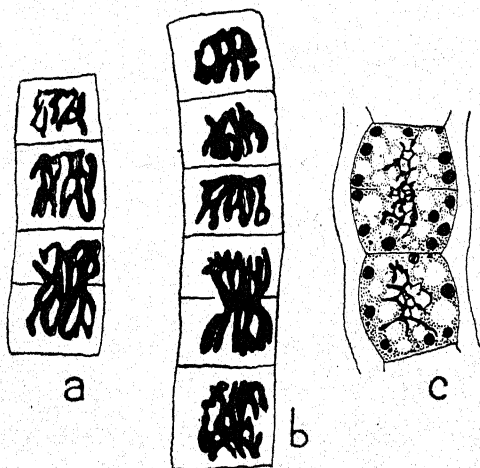


FIG. 327. — Structure cellulaire des Myxophycées : a, b. *Phormidium favosum*, corps central coloré présentant des stades de division,  $\times 1.800$ , d'après GUILLIERMOND (1926). — c. *Anabaena circinalis*, d'après HAUPT, tiré de GEITLER (1925).

1. Ces pigments peuvent être classés eux-mêmes en plusieurs variétés différant par la nature de leur spectre d'absorption (MOLISCH, BORESCH, KYLIN).

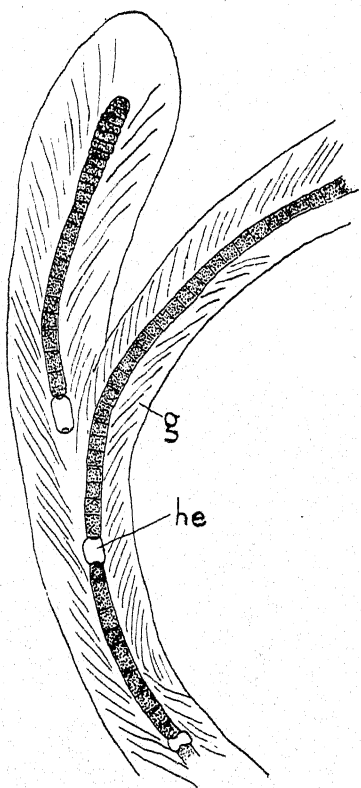


FIG. 328. — *Scytonema crustaceum* Ag.,  $\times 370$ , portion de trichome, un peu simplifié, d'après FRÉMY (1928) : (he) hétérocyste ; (g) gaine.

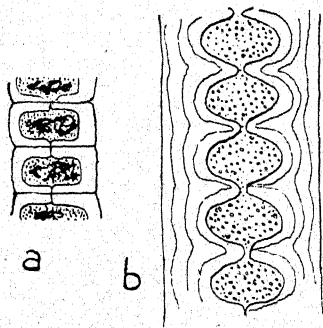


FIG. 329. — a. *Tolypothrix lanata*, plasmodesmes entre les cellules, d'après KOHL, tiré de GEITLER (1925). — b. *Stigonema ocellatum*, (Dill.) Thuret, plasmodesmes ; d'après WEST, tiré de TILDEN 1910).

à métachromatine, corps gras, grains de substances azotées, glycogène parfois, grains pigmentaires. Sous le nom de pseudo-vacuoles on observe souvent de nombreuses inclusions gazeuses qui permettent aux Cyanophycées planctoniques de flotter à la surface de l'eau.

La membrane des Cyanophycées a une existence générale : elle est mince et élastique chez les Oscillaires, ce qui permet aux filaments de se courber ou de s'infléchir. Le plus souvent il est possible de distinguer en dehors de la mince paroi des cellules, une gaine épaisse, par exemple chez les *Lyngbya* (fig. 326 f). Cette gaine, dont l'épaisseur peut dépasser celle du corps cellulaire proprement dit, est souvent composée de lamelles concentriques (fig. 328) ; elle peut être vivement colorée en jaune ou en brun. Ce terme de gaine s'applique aux Cyanophycées filamenteuses et l'on réserve le nom de *trichome* à l'ensemble des cellules logées à l'intérieur de la gaine, tandis que le nom de filament s'applique à l'ensemble du trichome et de sa gaine.

La membrane est souvent dépourvue de cellulose et présente seulement la réaction des composés pectiques : c'est ce qui explique qu'elle se gélifie facilement dans sa région extérieure.

La formation de nouvelles cloisons cellulaires comme des anneaux qui s'accroissent en direction centripète explique la persistance, au centre des membranes transversales, de petites perforations au travers desquelles les protoplasmes restent réunis par un ou plusieurs plasmodesmes (fig. 329).

### Reproduction.

La reproduction sexuée est totalement inconnue chez les Cyanophycées, de même que toute formation d'éléments ciliés. Une

véritable sporulation est rare et ne s'observe que dans le groupe des *Chamaesiphonées* : il s'agit alors d'une formation d'endospores, ou plus rarement d'exospores (fig. 331). Chez les *Nostocacées* on appelle souvent *spores* (fig. 330, *sp*) des éléments qui représentent en réalité des kystes ou organes de conservation : ce sont des cellules différenciées entourées d'une membrane épaisse. Lorsque plusieurs cellules successives passent à l'état de repos, groupées sous une membrane commune, il s'agit d'*hormocystes* (*Westiella*) (fig. 343).

Le mode de reproduction le plus ordinaire est celui, dit par *hormogonies* : une portion du thalle composée d'un plus ou moins grand nombre de cellules se détache et sert à la multiplication (fig. 340). C'est en somme un mode de bouturage. Les hormogonies, ou fragments du thalle, sont mobiles et elles manifestent parfois même des mouvements assez vifs de reptation ; elles sont sensibles à la lumière. Au bout de quelques heures ou de quelques jours, elles s'immobilisent et redonnent un nouveau thalle qui s'accroît. Les *planocoques* (fig. 341, *pl.*) sont analogues à des hormogonies par leur mode de formation et par leurs mouvements, mais ce sont de simples cellules qui s'isolent. On les observe par exemple chez les *Paraplectonema* (FRÉMY). Les planocoques ne diffèrent pas sans doute essentiellement des exospores des *Chamaesiphonées*. SAUVAGEAU (1897) a décrit, chez le *Nostoc punctiforme*, la formation de cellules isolées (*cocci*) se rassemblant comme une écume à la surface de l'eau et dont chacune peut reproduire un thalle. Ces éléments sont probablement analogues à des planocoques.

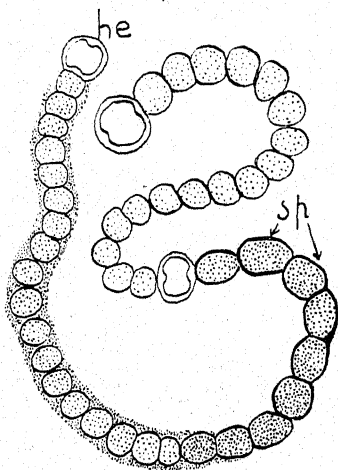


FIG. 330. — *Nostoc punctiforme* (Kütz.) HARTOT ; portion de trichome sporifère,  $\times 1.080$ , d'après FRÉMY (1930) ; (*he*) hétérocyste ; (*sp*) spores.

### Classification.

La classification des Cyanophycées s'inspire à la fois de l'organisation du thalle qui est plus ou moins primitive et de la reproduction. Les types les plus simples se rencontrent chez les *Chroococcacées* (fig. 332) qui groupent les Cyanophycées unicellulaires ou à structure coloniale du mode palmelloïde. La reproduction a lieu par simple bipartition. Les *Chamaesiphonées* (fig. 331) possèdent un appareil végétatif très varié, mais elles se distinguent surtout par leur reproduction endosporee ou quelquefois exosporee. Les deux groupes précédents sont dépourvus d'autre part du mode de multiplication par hormogonies, qui est au contraire la règle chez les Cyanophycées regardées comme les plus élevées en organisation (*Hormogonées*)

parmi lesquelles on distingue les *Oscillariées* et les *Nostocacées*. Les *Hormogonées* sont des Algues le plus souvent à structure filamenteuse très apparente.

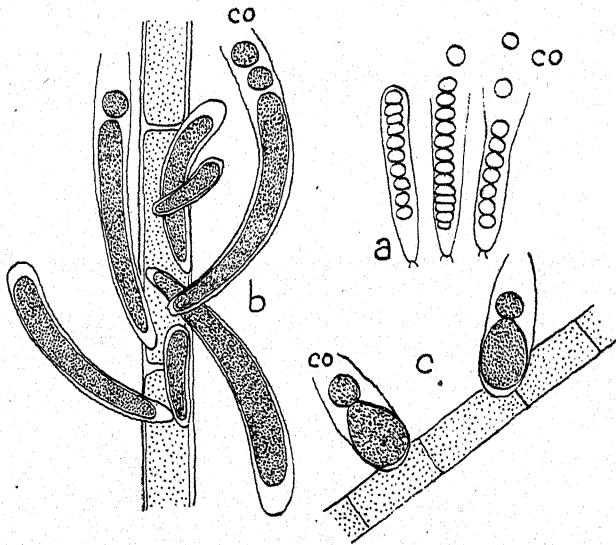


FIG. 331. — a. *Chamaesiphon confervicola* A. Br.,  $\times 600$ , d'après KIRCHNER. — b. *Ch. curvatus* Norst.,  $\times 600$ . — c. *Ch. subglobosus* (Rost.) Lemm.,  $\times 600$ , d'après FRÉMY (1930) : (co) conidies.

Les Myxophycées peuvent être divisées de la façon suivante :

- I. **Chroococcacées.**
- II. **Chamaesiphonées.**
- III. **Hormogonées.**
  - Homocystées* : *Oscillariées*.
  - Anhomocystées* : *Nostocacées*.

## I. — CHROOCOCCACÉES

Les Chroococcacées possèdent un thalle qui n'est pas sans analogie avec celui de certaines Protococcacées, dont les cellules se groupent également en amas irréguliers ou en sphères à l'intérieur d'une abondante gelée. Le plus souvent cette convergence de forme est due à un genre de vie similaire.

La membrane est presque toujours épaisse, gélatineuse, formant autour de chaque cellule des enveloppes distinctes comme chez les *Chroococcus* et les *Gloeocapsa* (fig. 332). Dans ce dernier genre les enveloppes sont particulièrement importantes, divisées en couches concentriques.

A la suite des divisions cellulaires, il se forme des thalles irréguliers, ren-

fermant un certain nombre de cellules dans une enveloppe commune. On arrive ainsi à la disposition coloniale représentée par les *Microcystis*, aux thalles sphériques, souvent flottants, qui groupent un nombre énorme de très petites cellules serrées les unes à côté des autres dans une gelée commune. Les *Aphanocapsa* (fig. 332, c) ont des colonies plus irrégulières, à cellules plus grosses, distantes les unes des autres.

Lorsque les cellules, au lieu d'être dispersées sans ordre dans une gelée

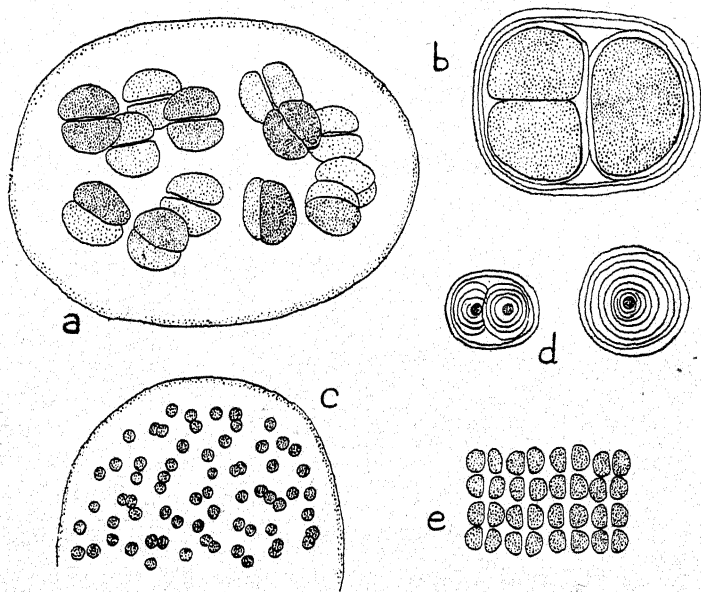


FIG. 332. — a. *Chroococcus limneticus*,  $\times 680$ . — b. *Chroococcus turgidus*,  $\times 840$ . — c. *Aphanocapsa pulchra*,  $\times 680$ , d'après SMITH G. M. (1920). — d. *Gloeocapsa polyderrmatica*,  $\times 375$ , d'après WEST (1927). — e. *Merismopedia glauca*,  $\times 842$ , d'après SMITH G. M. (1920).

commune, sont réparties à la périphérie de sphères gélatineuses, on a affaire à des *Coelosphaerium*, ou à des *Gomphosphaeria*. Dans ce dernier genre les cellules terminent des tractus gélatineux ramifiés.

Le type tabulaire est représenté par les *Merismopedia* (fig. 332, e), dans lequel les divisions se produisent dans un seul plan et donnent naissance à un thalle de forme rectangulaire composé d'une seule assise de cellules régulièrement disposées. Si l'on met à part certains types comme le *Merismopedia*, la morphologie des Chroococcacées est mal fixée et la distinction entre espèces et même entre genres est difficile et souvent un peu artificielle.

## II. — CHAMAESIPHONÉES

Les Chamaesiphonées forment un groupe spécial et encore assez mal

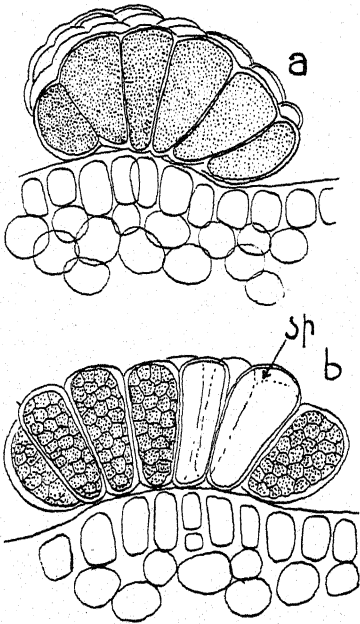


FIG. 333. — *Dermocarpa prasina*,  
× 585, d'après BORNET (1880). —  
a. Coupe d'un thalle fixé sur le *Ca-tenella Opuntia*. — b. Coupe d'un  
thalle fructifère: (sp) sporange.

connu. Il y a parmi elles des formes unicellulaires, comme les *Dermocarpa* (fig. 333 ; a, b), qui vivent fixées sur d'autres Algues et se groupent fréquemment côte à côte. Le contenu d'une cellule peut se diviser pour donner un grand nombre de spores, mises en liberté ensuite par l'ouverture de la paroi. Les *Chamaesiphon* (fig. 331) représentent un genre très polymorphe dont les cellules peuvent vivre à l'état isolé ou se grouper en coussinets. Il y a des sporanges, comme dans le genre précédent, mais les spores se forment en série linéaire dans le sporange et la gaine s'ouvre de bonne heure à l'extrémité, de sorte que les spores sont qualifiées d'*exospores*, parce qu'elles se forment un peu à la manière des conidies (fig. 331, co).

C'est dans ce groupe que l'on rencontre plusieurs formes vivant sur les roches, ou les coquilles calcaires qu'elles perforent, ce sont des *lithophytes*, parmi lesquelles se trouvent des endolithophytes. Les *Hyella* possèdent ainsi des filaments dont certains pénètrent à l'intérieur des coquilles.

## III. — HORMOGONÉES

Les Hormogonées se divisent en Homocystées (Oscillariacées) et en Anhomocystées ou Cyanophycées hétérocystées. Dans les premières les cellules sont toutes semblables, tandis que dans les secondes il existe des cellules spéciales qu'on appelle des *hétérocystes* (fig. 334 et 335, he).

### 1. HOMOCYSTÉES (Oscillariées).

Les Homocystées renferment principalement des Oscillaires (fig. 326) (*Oscillatoria*) composées de filaments, allongés, non ramifiés, dépourvus de gaines, motiles. Lorsqu'on observe des Oscillaires, on ne tarde pas à les

voir se déplacer par une sorte de glissement dans le sens de l'axe, accompagné de mouvements de rotation et de courbure.

Les filaments sont influencés par la lumière, vers laquelle ils se dirigent (phototactisme). Le mouvement est très apparent aussi chez les *Spirulina* (fig. 326, *d*) qui sont des Oscillariées à filaments régulièrement enroulés en spirale. Ils se déplacent par une rotation autour de leur axe, ce qui les fait ressembler à des Spirochaetes. Ces *Spirulina* sont assez souvent complète-

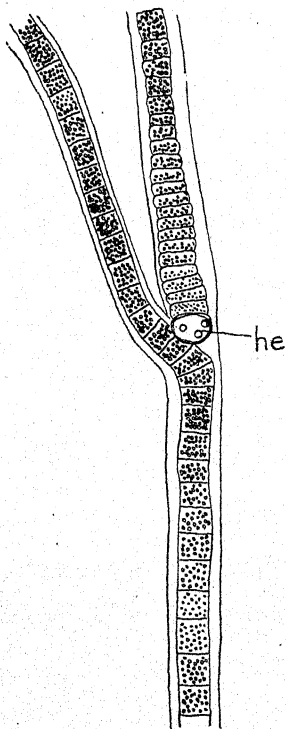


FIG. 334. — *Tolypothrix lanata*.  
Original : (he) hétérocyste.

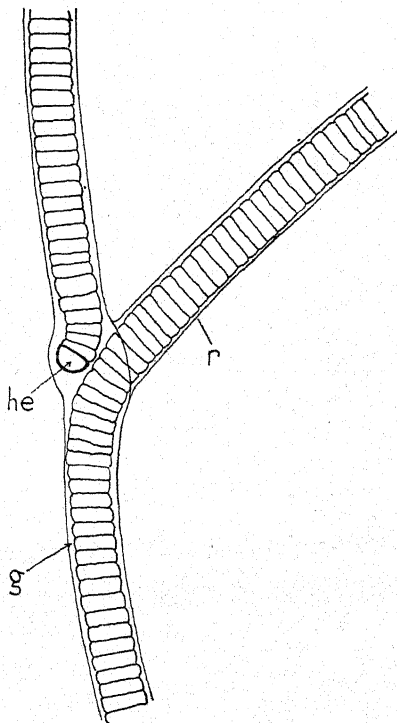


FIG. 335. — *Tolypothrix penicillata*. Original : (he) hétérocyste ; (g) gaine ; (r) rameau.

ment incolores, avec des filaments très ténus de 1 à 2  $\mu$  de largeur et, comme les cloisons transversales sont assez souvent invisibles à l'état vivant, il est facile de les confondre avec des Bactériacées. Leurs mouvements sont d'ailleurs assez vifs et il n'est pas sans intérêt de noter combien les Cyanophycées et les Bactériacées peuvent apparaître proches les unes des autres dans de semblables exemples.

C'est également le cas pour les Oscillariées parasites.

Les *Phormidium* (fig. 326, *e*) et les *Lyngbya* (fig. 326, *f*) diffèrent des *Oscillatoria* par la présence d'une gaine muqueuse plus ou moins épaisse, parfois colorée. Ils forment souvent des strates de filaments, disposés parallèlement

les uns aux autres et agglutinés ensemble. Beaucoup d'*Oscillatoria*, de *Phormidium* et quelques *Lyngbya* vivent dans les eaux très chaudes (50 à 70°) des sources thermales et au voisinage des geysers ; il existe des espèces qui sont spécialement adaptées à un genre de vie aussi spécial, tandis que d'autres s'y développent de préférence, sans s'y cantonner exclusivement.

Les *Trichodesmium* sont des Oscillaires dont les filaments sont groupés en paquets ou fascicules qui flottent dans le plancton des mers chaudes, où ils peuvent être assez abondants pour colorer les eaux (*Trichodesmium erythreum*).

Les *Lyngbya* et les *Phormidium* forment des hormogonies qui sont des fragments du thalle d'abord nus et mobiles ; à ce stade ils ressemblent à des Oscillaires avec lesquelles on pourrait les confondre, c'est pourquoi les *Oscillatoria* peuvent être regardées comme des Cyanophycées chez lesquelles l'état hormogonial est durable.

## 2. ANHOMOCYSTÉES (Nostocacées).

Chez les Algues précédentes les trichomes sont formés de cellules toutes semblables, tandis que chez les Nostocacées (fig. 336) se rencontrent des cellules particulières, les *hétérocystes*. Le type de ces Algues est le *Nostoc commune* que l'on rencontre sur la terre, parmi l'herbe des prairies, surtout

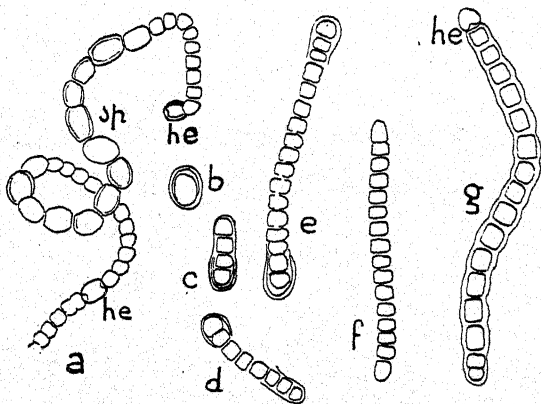


FIG. 336. — *Nostoc Linckia* (Roth) BORNET, d'après BORNET (1880). — a. Portion d'un trichome avec des spores mûres (sp),  $\times 585$ . — b., c., d., e. Stades successifs de la germination de la spore,  $\times 585$ . — f. Hormogonie libre et mobile,  $\times 585$ . — g. Hormogonie devenue immobile et commençant à se développer : (he) hétérocyste apparu à l'une des extrémités,  $\times 585$ .

dans les régions calcaires. À l'état sec, ils passent presque inaperçus ; à la suite d'une pluie, la gelée dont ils sont formés en grande partie se gonfle et ils apparaissent comme des membranes irrégulières, mamelonnées, atteignant plusieurs centimètres et de couleur vert-bleuâtre. Ces membranes gélatineuses contiennent des trichomes nombreux, contournés. Les hété-

rocystes (fig. 336, *he*) sont des cellules plus grandes que les autres dont le contenu apparaît incolore ou jaunâtre, dépourvu de pigment bleu; la membrane est épaissie et présente, dans la région de contact avec les cellules voisines un renflement particulier traversé par de fins canalicules. Les hétérocystes, le plus souvent évoluent de telle sorte qu'ils se vident de protoplasme et représentent alors des cellules mortes; dans certains cas cependant ils

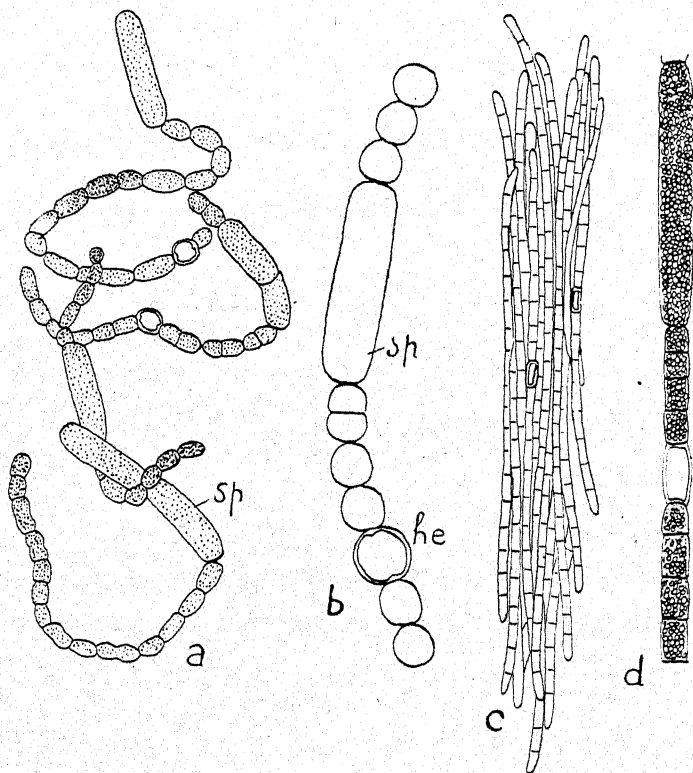


FIG. 337. — *a.* *Anabaena flos-aquae*,  $\times 360$ . — *b.* *Anabaena circinalis* var. *macrospora*,  $\times 740$ . — *c.* *Aphanizomenon flos-aquae*,  $\times 350$ . — *d.* filament isolé,  $\times 900$ .

peuvent retrouver leur vitalité, diviser leur contenu et germer en un nouveau filament.

Les Nostocs renferment de nombreuses espèces franchement aquatiques; la plupart sont sphériques dans le jeune âge, puis se transforment en vésicules irrégulières qui se creusent de cavités. La reproduction a lieu par des hormogonies (fig. 336, *f*) et il arrive que, dans certaines circonstances, un Nostoc se transforme tout entier en nombreuses hormogonies capables de se déplacer, puis de se développer indépendamment. La formation de spores (fig. 336, *sp.* et fig. 330, *sp.*) chez les Nostocs résulte de la transformation de cellules ordinaires du thalle en éléments de conservation.

Les *Anabaena* diffèrent des Nostocs par la minceur de leurs gaines et par leur mode de vie principalement planctonique. Certaines espèces caractéristiques se multiplient parfois abondamment à la surface de l'eau où ils forment des « fleurs d'eau » (*A. flos aquae*) et flottent grâce à la présence de nombreuses pseudo-vacuoles. Certains *Anabaena* vivent en commensaux (racines d'*Azolla*, nodosités des racines de Cycadées). Les *Cylindrosper-*

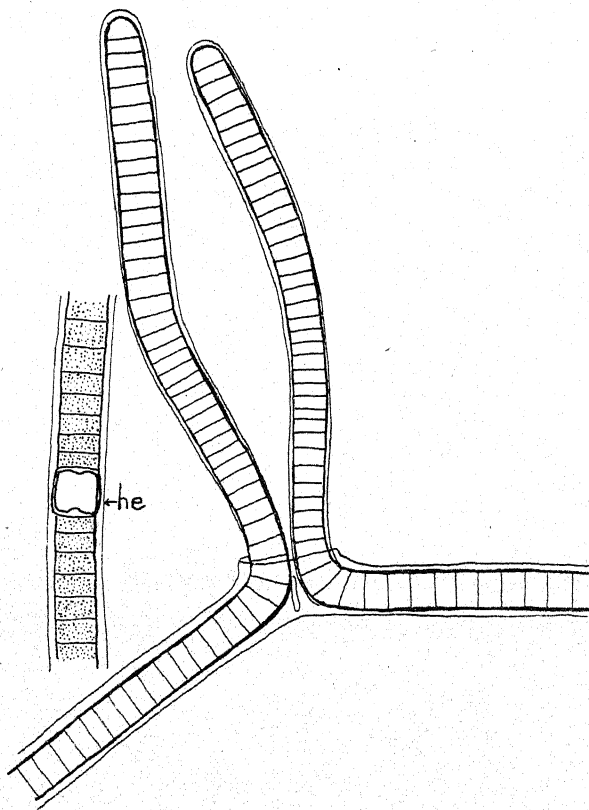


FIG. 338. — *Scytonema* (voisin de *S. crispum*). Original : (he) hétérocyste.

*mum* (fig. 344, b) sont voisins des *Anabaena* : ils ont des hétérocystes terminaux et possèdent des spores (sp.) souvent très grosses et plus ou moins cylindriques, d'où leur nom.

Les Cyanophycées précédentes ne sont pas ramifiées ; au contraire, les *Scytonémées* et les *Rivulariées* sont caractérisées par une production de branches suivant un mode spécial appelé fausse ramification. Chez les *Scytonema* (fig. 338) il se forme d'ordinaire, dans l'intervalle de deux hétérocystes, deux rameaux qui s'allongent côte à côte, perpendiculairement au filament principal, après avoir percé la gaine commune de ce fila-

ment. Chez les *Tolypothrix* (fig. 334 et 335), qui sont très voisins des *Scytonema*, les rameaux (*r*) se forment isolément, après avoir percé la gaine (*g*) au-dessous d'un hétérocyste (*hé*).

Les Rivulariées (fig. 339) possèdent des filaments dont l'extrémité se prolonge en un poil incolore (*p*) formé par l'atténuation graduelle du trichome qui ne s'accroît plus à son sommet, mais seulement dans une région intercalaire au-dessous du poil. Les Rivulariées se ramifient souvent à la manière des Scytonémées de façon à présenter parfois des rameaux étagés ou groupés en bouquets (*Rivularia*, *Dichotrix*). Les *Rivularia* (fig. 345 *a* et 339) groupent de nombreux filaments orientés en éventail dans une gelée commune formée par la soudure des gaines entre elles. Lorsque les gaines s'incrustent de carbonate de chaux, le thalle peut devenir dur comme de la pierre, par exemple chez le *Rivularia haematites*, dont seule la périphérie des coussinets reste vivante, tandis que la région interne est totalement minéralisée. Quelques Rivulaires marines sont assez abondantes parfois pour caractériser un niveau de la végétation littorale : telles sont les *Rivularia bullata*, de couleur vert-bouteille, dont les thalles sont fréquents sur les rochers à Balanes à un niveau élevé et le *R. atra* dont les coussinets hémisphériques ont une coloration noirâtre et ne dépassent pas quelques millimètres de diamètre.

Les *Stigonémées* (fig. 340 et 341) se distinguent par l'existence d'une ramification vraie. Les filaments sont unisériés ou plurisériés et les rameaux se forment par le développement de certaines cellules qui s'allongent latéralement et se divisent. Chez les *Stigonema* (fig. 340, *in*) existent de véritables cellules initiales à l'extrémité des ramifications.

Il y a souvent chez les *Stigonémées* une différenciation du thalle en branches principales, plurisériées et rameaux secondaires unisériés (fig. 341), ou bien encore une distinction entre des filaments rampants et des filaments dressés comme il arrive chez les *Stauromatonema*. La reproduction dans ce dernier genre se fait par des planocoques (FRÉMY). Le plus souvent chez les *Stigonémées* se forment des hormogonies (fig. 340 et 341, *ho*) qui prennent naissance à l'extrémité de filaments latéraux, ou qui représentent elles-mêmes des rameaux particuliers se transformant dans leur totalité en un corps reproducteur. Les branches d'un *Stigonema* peu-

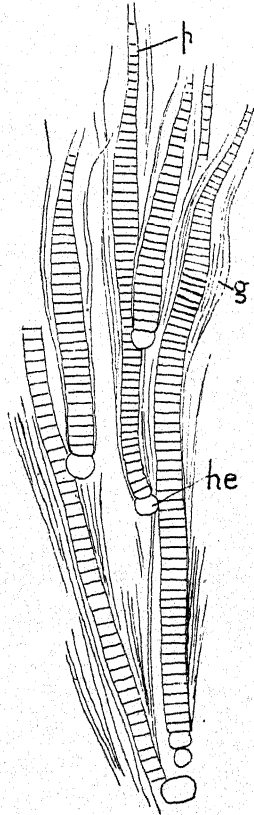


FIG. 339. — *Rivularia hospita* Kütz., fragment du thalle,  $\times 300$  : (*p*) poil ; (*he*) hétérocyste ; (*g*) gaines, d'après BORNET et THURET (1876).

vent être ainsi comme hérissées d'hormogonies à divers états de développement (fig. 340, 341). Les hormogonies des *Fischerella* sont des rameaux allongés, différenciés, susceptibles de se détacher. Le genre *Mastigocoleus* (fig. 342) vit dans le test des coquilles qu'il perfore.

Les *Westiella* montrent un exemple remarquable de reproduction par hormocystes (fig. 343 ho). Le terme d'hormospores est aussi employé (Fré-

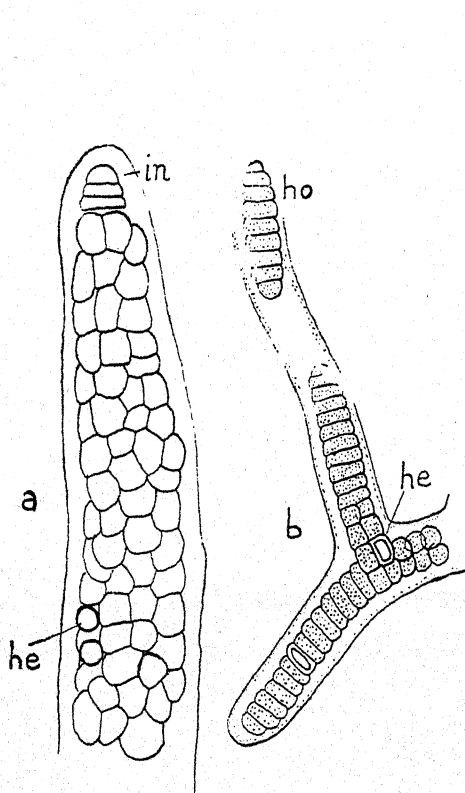


FIG. 340. — a. *Stigonema* sp. Original. Portion d'un thalle : (in) initiale ; (he) hétérocyste. — b. *Stigonema turfaceum*. Portion d'un thalle formant une hormogonie (ho), d'après Borzi, tiré de GEITLER (1925).

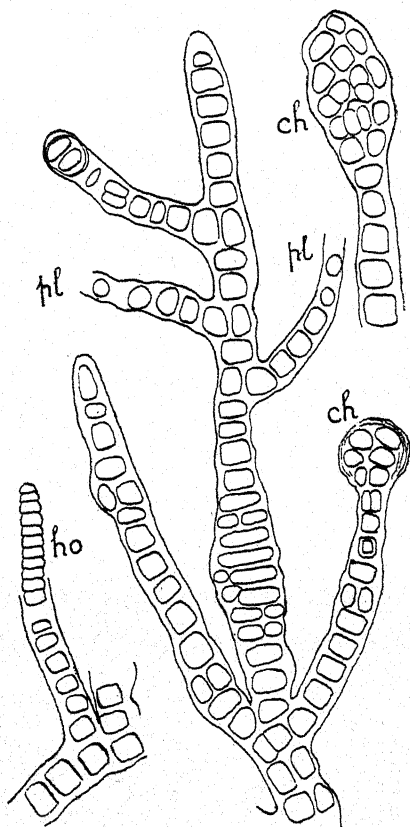


FIG. 341. — *Stigonema dendroideum* Frémy,  $\times 300$  : (pl) planococques ; (ch) conidies chroococcoidales ; (ho) hormogonies, d'après P. FRÉMY (1930).

my). Ces organes se forment à l'extrémité d'un rameau dont les dernières cellules, au nombre de dix ou douze, se renflent, puis s'entourent d'une enveloppe muqueuse épaisse et colorée. L'hormocyste une fois formé se détache ou germe sur place (fig. 343 B, C). En somme un hormocyste se distingue surtout d'une hormogonie parce qu'il se libère entouré d'une gaine épaisse, mais il est difficile de voir une opposition radicale entre les deux modes de multiplication, d'autant plus que les uns comme les autres germent faci-

lement et rapidement. La reproduction chez les Cyanophycées présente des modalités si variées, si évidemment modifiables suivant les conditions de milieu, qu'il était bon de souligner les quelques exemples de corps reproducteurs dont la morphologie apparaît assez bien définie.

La question des affinités des Algues bleues et de leurs relations avec les autres Thallophytes est des plus discutée. Le rapprochement avec les Bactériacées paraît tout d'abord très justifié : il existe en effet certaines formes de Sulfo-Bactéries, telles que les *Beggiatoa* et les *Cladothrix* qui présentent les plus grandes ressemblances avec des Oscillariées et la présence de pig-

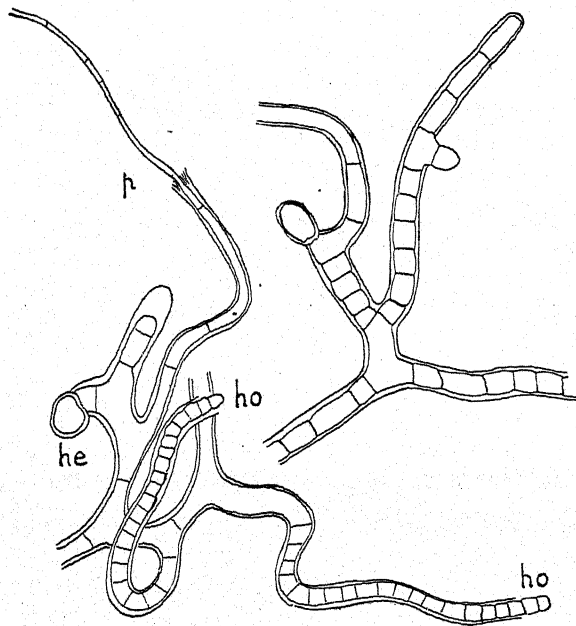


FIG. 342. — *Mastigocoleus testarum* Lagerheim,  $\times 450$ , d'après LAGERHEIM (1886); (ho) hormogonie; (he) hétérocyste; (p) poil.

ment, comme nous l'avons vu à propos des *Spirulina* et des Oscillaires parasites, n'est pas un caractère absolument général des Cyanophycées. Cependant, d'après GUILLIERMOND, l'analogie entre les *Beggiatoa* et les Algues bleues serait superficielle et l'absence de corps central chez les *Beggiatoa* établirait une démarcation essentielle entre les Sulfuraires et les Cyanophycées. Il est assez difficile de se prononcer au sujet de cette distinction, car il ne faut pas oublier que l'existence générale d'un corps central n'est pas démontrée chez certaines Algues bleues, en particulier celles du groupe des Chroococcacées et, d'autre part, l'absence de chromatine chez les Bactéries, sous une forme quelconque, n'est pas certaine.

Il résulte d'ailleurs de certains travaux récents que les Bactériacées pos-

sèdéraient un noyau dont la chromatine serait normalement dispersée dans le protoplasme, c'est-à-dire qu'il s'agirait d'un noyau diffus et, d'autre part, GUILLIERMOND (1932) vient de décrire chez certaines Thiobactéries (Sulfuraires) la présence d'un corps central analogue à celui des Cyanophycées.

Les affinités entre Cyanophycées et Bactériacées, sans être aussi marquées

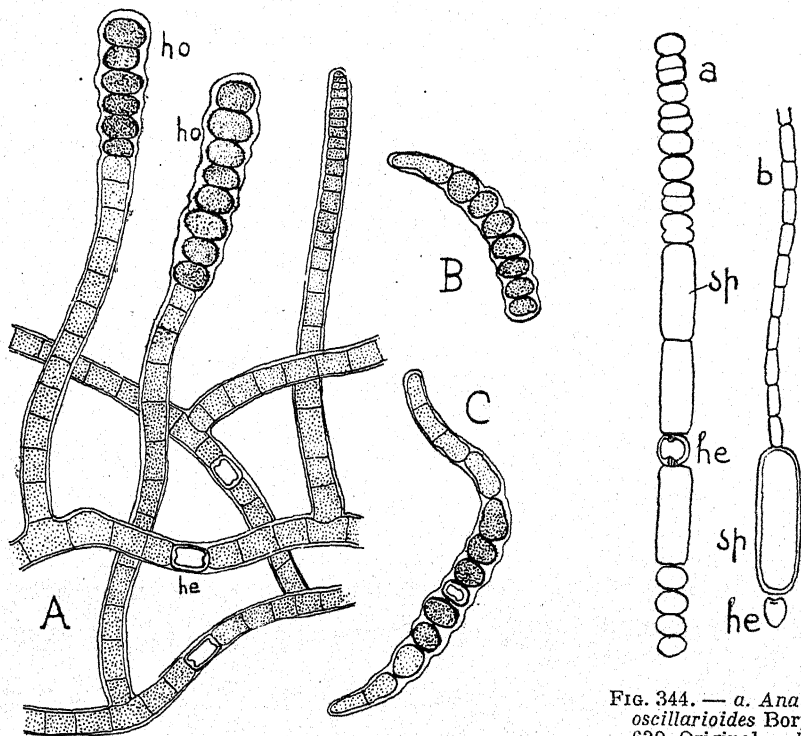


FIG. 343. — *Westiella intricata* Borzi,  $\times 450$ , d'après P. FRÉMY (1930) : A. Individus porteurs d'hormocystes (ho). — B. C. deux stades de la germination des hormocystes.

FIG. 344. — a. *Anabaena oscillarioides* Bory,  $\times 630$ . Original. — b. *Cylinndrospermum stagnale* Born. et Flah.,  $\times 450$ , d'après FRÉMY (1930); (sp) spore; (he) hétérocyste.

qu'on le pensait autrefois, demeurent encore très réelles, si l'on songe que les unes comme les autres se distinguent de tous les autres Végétaux, par la présence d'un noyau imparfait (1).

Il existe d'autre part des points de contact certains entre les Cyanophycées et les Floridées, par l'intermédiaire du petit groupe des Bangiacées. Des rapports assez évidents apparaissent entre les *Bangia* et surtout les genres *Asterocytis*, *Goniotrichum* d'une part et les Algues bleues. La pré-

1. Rappelons qu'Engler (1912) réunit les Cyanophycées et les Bactériacées dans un même embranchement, celui des Schizophytes.

sence d'un noyau et de plastes différenciés chez les Bangiacées constitue cependant un sérieux obstacle à un rapprochement trop étroit.

Les Cyanophycées apparaissent donc relativement isolées parmi les autres Algues. Leur organisation primitive est bien faite pour nous déconcerter : on pourrait la qualifier d'anarchique, surtout pour ce qui regarde la structure cellulaire, où le cytologiste ne retrouve aucune des catégories ordonnées qu'il est habitué à distinguer partout ailleurs. Ces dispositions confèrent aux Cyanophycées un caractère archaïque et c'est pourquoi certains voient en elles le type des Végétaux qui peuplèrent tout d'abord notre planète. On a remarqué aussi que les Cyanophycées étaient parmi les premiers végétaux à s'installer sur un terrain neuf (après une éruption volcanique par exemple). Il est pourtant bien difficile de concevoir l'origine des Algues zoosporées à partir des Algues bleues. Les Cyanophycées forment un groupe très ancien qui n'a pas de lien apparent avec les autres Algues dans la nature actuelle.

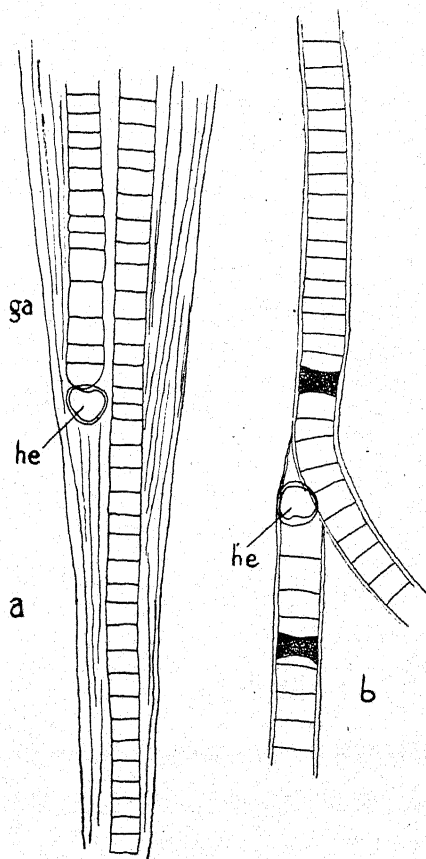


FIG. 345. — a. *Rivularia*,  $\times 1.150$ . — b. *Tolypothrix*. Original : (he) hétérocyste (ga) gaine.

## BIBLIOGRAPHIE

- ACTON. — Observations on the cytology of the *Chroococcaceæ* (*Ann. of Bot.*, 28, 1914).
- BORNET (E.) et FLAHAULT (Ch.). — Révision des Nostocacées hétérocystées (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 7<sup>e</sup> S., t. III, p. 323, t. IV, p. 243 ; t. V, p. 51 ; t. VII, p. 177, 1886-1888).
- BORNET (E.) et THURET (G.). — Notes algologiques. Paris, 1876-1880.
- BOYE PETERSEN (J.). — The fresh water Cyanophyceae of Iceland (*The Botan. of Iceland*, 2, 7, p. 249. Copenhagen, 1923).

- CHATTON et PERARD. — Schizophytes du cæcum du Cobaye (*C. R. Soc. Biol.*, 74, 1913).
- COUPIN (H.). — Quelques remarques sur la locomotion des Oscillaires (*C. R. Ac. Sc. Paris*, 176, p. 1491, 1923).
- ELENKIN (A. A.). — Schema Chroococcacearum classificationis (*Notulae syst. ex. Inst. Crypt. Horti Bot. Petropol.*, 2, 5, 1923).
- ERCEGOVIC (A.). — La végétation des lithophytes sur les calcaires et les dolomites en Croatie (*Acta botan. Univ. Zagreb.*, 1925).
- FAMIN (M.). — Contribution à l'étude systématique et biologique de la flore thermale française (Trav. déd. à L. Mangin, p. 71-83, 1931).
- FRÉMY (P.). — Les Scytonémacées de la France (*Rev. Algolog.*, II, p. 258-279, et III, p. 55-98, 1925-1926).
- Les Stigonémacées de la France (*Rev. Algol.*, t. V, p. 147, 1931).
  - Les Myxophycées de l'Afrique équatoriale française (*Arch. de Bot.*, III, mém., n° 2, p. 1-508, 1930).
- GEITLER (L.). — Synoptische Darstellung der Cyanophyceen in morphol. u. system. Hinsicht (*Beihefte z. Botan. Centralbl.*, XII, 1925).
- Cyanophyceae in A. Pascher (*Süßwasserflora Deutschl. Oesterr. u. der Schweiz.*, H. 12, p. 1-450. Iena, 1925).
- GOMONT (M.). — Monographie des Oscillariées (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 7<sup>e</sup> S., t. XV, 1892).
- GUILLIERMOND (A.). — Sur la structure des *Beggiatoa* et leurs relations avec les Cyanophycées (*C. R. Soc. Biol.*, 94, p. 579-581, 1 fig., 1926).
- Nouvelles recherches sur la structure des Cyanophycées (*Rev. génér. de Bot.*, 38, p. 129-145, 177-190, 1926).
  - Observations cytologiques sur les Rhodothiobactéries (*C. R. Ac. Sc.*, 194, p. 1259, 1932).
- LANGERON (M.). — Les Oscillariées parasites du tube digestif de l'homme et des animaux (*Ann. de Parasit. hum. et comparée*, 1, p. 75-89 et 113-129, 1923).
- LEMMERMANN (E.). — Schizophyceae (*Kryptogam. flora d. Mark Brandenb.*, Bd. III. Algen I, p. 3-256, Leipzig, 1907).
- PASCHER (A.). — Studien über Symbiosen. I. Über einige Endosymbiosen von Blaualgen in Einzelzellen (*Jahrb. f. wissenschaft. Bot.*, 51, Heft 3, p. 386, 1929).
- Über die Teilungsvorgänge bei einer neuen Blaualge : *Endonema* (*Jahrb. f. wissenschaft. Botan.*, Bd. 50, Heft 3; 1929).
- PETIT (A.). — Contribution à l'étude cytologique et taxinomique des bactéries (*Thèse Paris*, 1927).
- PRAT (S.). — Beitrag zur Kenntniss der Organisation der Cyanophyceen (*Arch. f. Protistenk.*, 52, p. 142-165, 1 pl., 1925).
- RABENHORST (L.). — Flora Europaea Algarum aquae dulcis et submarinae (Leipzig, 1865).
- TILDEN (J.). — Minnesota Algae (*The Myxophyceae of North. America.* vol. 1. Minneapolis, 1910).
- TEODORESCO (Em. C.). — Sur la présence d'une phycoérythrine dans le *Nostoc commune* (*Rev. génér. de Bot.*, 32, p. 145, 1920).
- SAUVAGEAU (C.). — Sur le *Nostoc punctiforme* (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 8<sup>e</sup> S., t. 3, 1897).

## CHAPITRE XIX

# CYTOLOGIE

---

### Différenciation cellulaire.

La cellule des Algues est essentiellement, à l'origine, une cellule chlorophyllienne et une cellule flagellée, comme on en trouve le type chez les Phytomonadinées par exemple. Il vaut mieux tenir en dehors d'un essai de phylogénie les Cyanophycées sans noyaux définis et sans plastes : on ne sait pas comment le type flagellé est apparu, tandis que l'on sait très bien comment une cellule immobile peut dériver d'une cellule ciliée.

Nulle part chez les Algues la cellule elle-même n'atteint une aussi grande complexité que chez les Protistes Végétaux. Il suffit de citer l'appareil neuro-moteur, le stigma, les vacuoles pulsatiles, les inclusions diverses ; enfin les ocelles et les cnidocystes de certains Péridiniens. L'absence de structure pluricellulaire est ici compensée par une différenciation à l'intérieur de la cellule. Le métabolisme varié de ces êtres qui tiennent autant du règne animal que du règne végétal et qui font appel à la fois à des sources d'énergie différentes, explique sans doute de pareilles dispositions.

Avec la structure cénocytique, l'unité n'est plus la cellule, mais l'*énergide*. Lorsque la complication morphologique est atteinte (Caulerpes), elle résulte beaucoup plus d'une différenciation extérieure et d'une adaptation physiologique que d'une modification des *énergides*.

La division du travail cellulaire, peu marquée dans les Siphonées, apparaît plus nettement avec la structure cénobiale, mais elle ne s'accuse vraiment qu'avec les Algues cloisonnées et pluricellulaires. Les différents types de cellules que l'on peut alors distinguer sont principalement les cellules initiales et les cellules méristématiques, les cellules chlorophylliennes, les cellules rhizoïdales, les cellules conductrices et les éléments glandulaires. Il faut y ajouter une catégorie très importante, les cellules reproductrices.

Les cellules initiales et les cellules de méristème, se rencontrent particulièrement chez les Sphacélariées, les Fucacées et les Dictyotacées parmi les Algues brunes, les Characées parmi les Algues vertes, les Rhodomélacées parmi les Algues rouges. La cellule des *Dictyota* (fig. 226) se cloisonne très régulièrement ; elle se partage, à certains intervalles, en deux autres

cellules qui fonctionnent à leur tour comme initiales (dichotomie vraie). La cellule initiale des *Fucus* est en forme de tronc de pyramide et elle se trouve logée dans une invagination du sommet des frondes (fig. 272, *ap*). Le thalle de toutes les *Fucacées* paraît procéder d'initiales situées au sommet des tiges et des branches.

Chez les *Laminaires* existe une toute autre disposition : ici le sommet des frondes constitue au contraire, avec le stipe, la partie la plus ancienne du thalle. Les tissus jeunes tirent leur origine d'une zone de méristème, c'est-à-dire d'une région cellulaire en voie d'actif cloisonnement, située à la jonction du stipe et de la lame. En outre, les cellules superficielles des stipes représentent un autre méristème dont les cloisonnements ont pour

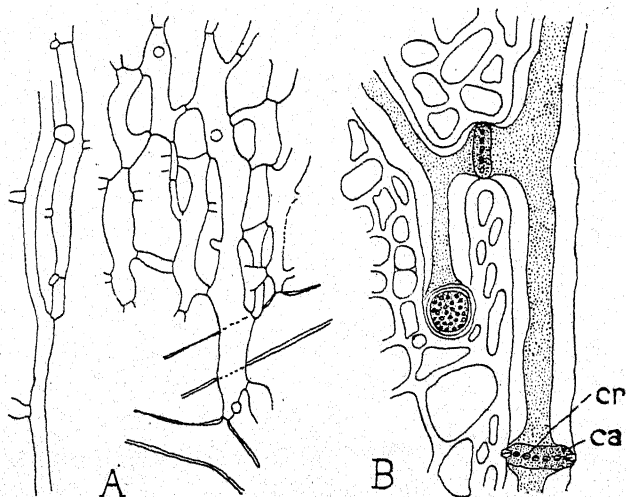


FIG. 346. — A. Divers éléments cellulaires dans une lame de *Saccorhiza bulbosa*,  $\times 145$ , d'après C. SAUVAGEAU (1918). — B. Coupe longitudinale dans un élément conducteur de *Macrocystis*; (cr) plaque criblée; (ca) cal du crible, d'après OLTMANN (1922).

effet d'accroître l'épaisseur des tissus (*méristoderme* de SAUVAGEAU). Le *Chorda filum*, long cordon brun effilé en pointe à son extrémité, s'accroît par une zone de végétation située au-dessous du sommet (KYLIN, 1918). Les *Ectocarpus* présentent le plus souvent un méristème intercalaire; lorsque la zone d'accroissement se trouve à la limite des poils et du thalle c'est le mode de croissance *trichothallique* (*Cutleria*, *Desmarestia*) (fig. 259).

Les *Characées* présentent, au sommet de leurs tiges et de leurs rameaux, de grosses cellules hémisphériques (fig. 209, *ca*) qui se cloisonnent régulièrement et d'où dérive toute la structure. A chaque nœud subsistent de véritables cellules méristématiques, les cellules nodales, qui, suivant le cas, produisent des rameaux ou des organes reproducteurs, oogones ou anthéridies.

Les cellules à rôle conducteur chez les Algues n'atteignent jamais un

degré de différenciation aussi élevé que chez les végétaux supérieurs. Il existe cependant chez les Fucacées et chez les Laminaires, des éléments très allongés qui rappellent par leur structure les tubes criblés des Phanérogames. On y observe sur les parois transversales des perforations analogues à celles d'un crible. C'est chez les Laminaires que l'on trouve l'un des rares exemples de tissu sécréteur chez les Algues, lequel constitue des canaux mucifères, ramifiés et anastomosés (fig. 252 p. 258).

Les cellules glandulaires sont assez répandues chez les Floridées. Elles sont intéressantes, car plusieurs d'entre elles accumulent de l'iode, ou du brome. Ce sont des *ioduques* et des *bromuques* (fig. 347). Les premières se

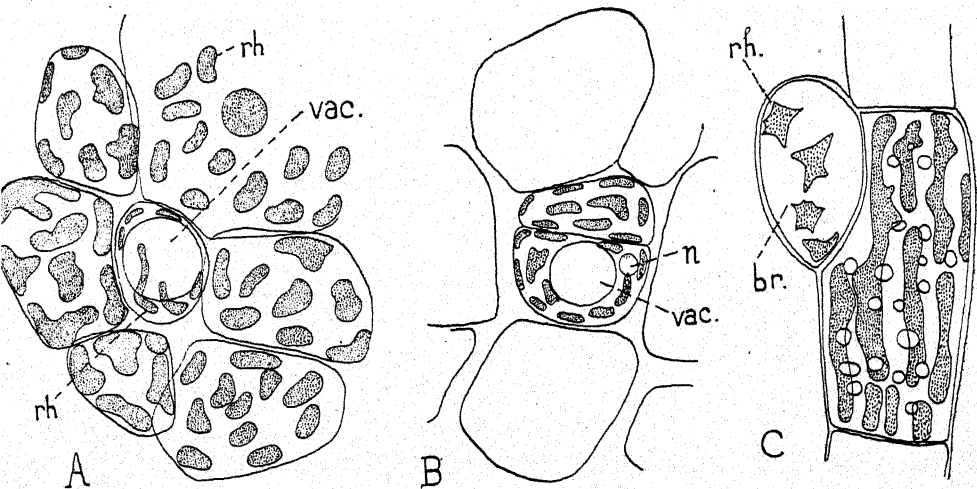


FIG. 347. — Ioduques et Bromuques. A. *Bonnemaisonia asparagoides* ; (rh) rhodoplastes ; (vac) vacuole de l'ioduque. — B. *Asparagopsis hamifera* Hariot ; (n) noyau ; (vac) vacuole de l'ioduque. — C. *Antithamnion plumula* : (rh) rhodoplastes du bromuque ; (br) bromuque. Original,  $\times 1.250$ .

rencontrent chez les *Bonnemaisoniées*, les *Trailliella* et *Falkenbergia*, les secondes chez les *Antithamnion* et les *Antithamnionella*. Il existe encore des cellules-glandes chez les *Schizymenia*, les *Chrysymenia* (Floridées), mais leur signification n'est pas connue. Aux cellules-glandes se rattachent les « réservoirs à fucosane » décrits par SAUVAGEAU chez plusieurs Laminariales et chez le *Zosterocarpus Oedogonium*.

L'évolution d'une cellule glandulaire consiste dans la disparition presque complète des plastes colorés et l'envahissement de la cellule par une grosse vacuole réfringente, généralement incolore (fig. 347 vac). Les cellules-glandes d'*Antithamnion* avaient été décrites autrefois par NÄGELI (1849) qui les considérait comme des sporanges avortés.

## La membrane.

La membrane des Algues est formée très généralement de cellulose associée à des composés pectiques. Certains groupes se distinguent cependant par leurs membranes constituées uniquement de pectine ; tels sont les Diatomées et les Bangiacées ; ou bien la cellulose est remplacée par de la callose unie aux composés pectiques (Caulerpes). La membrane des Laminaires ne serait pas constituée par de la cellulose, mais par de l'« algulose » (RICARD, 1930).

Dans le cas d'une membrane normale pecto-cellulosique, la pectine oc-

cupe, comme l'on sait, la région moyenne de la cloison mitoyenne séparant deux cellules voisines. S'il s'agit de cellules superficielles, la pectine occupe, dans la membrane externe, le côté libre et la cellulose la partie profonde.

Les composés pectiques, très abondants chez les Algues, ont la propriété bien connue de se transformer facilement en gelée. De fait, chez beaucoup d'Algues à structure pseudo-parenchymateuse, les cellules paraissent très éloignées les unes des autres par suite de l'épaisseur des cloisons intercellulaires gélinifiées. Ceci est particulièrement sensible dans un réceptacle de *Fucus* par exemple qui apparaît gon-

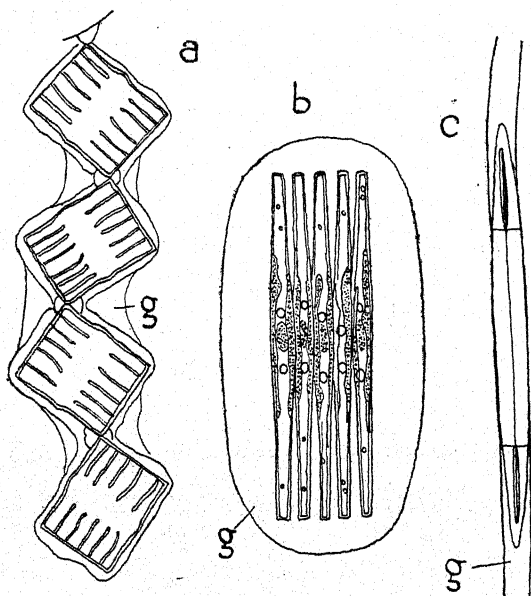


FIG. 348. — a. *Tabellaria flocculosa* Kütz., chaîne d'individus reliés entre eux par de la gelée. — b. *Fragilaria crotonensis* Kitton. Diatomées entourées par du mucilage (g). — c. *Amphipleura pelucida* Kütz. Cellule dans un tube gélatineux (g), d'après Br. SCHRÖDER (1901).

flé par la présence d'une gelée transparente très abondante. Nous rappellerons également que l'état palmelloïde de certaines Algues, de même que la formation de beaucoup de colonies algales diverses s'explique par le grand développement des membranes pectiques ou des gelées qui dérivent le plus souvent d'une transformation de ces membranes (fig. 348, a, b, c).

A la membrane se rattachent les mucus et les mucilages qui sont fabriqués parfois en grande quantité et peuvent s'écouler au dehors par des orifices préformés. Il en est ainsi chez les Diatomées et l'on sait que la locomotion de certaines d'entre elles a été expliquée par une abondante sécrétion de

mucus à l'arrière de la cellule. Les Desmidiées se comportent d'une manière analogue et il n'est pas rare d'observer à la surface de la membrane chez les *Micrasterias* des bâtonnets de mucilage émis au dehors par des perforations spéciales. La plupart des Conjuguées d'ailleurs ont un toucher gras et mucilagineux.

La membrane peut devenir également très épaisse chez certaines Algues sans se gélifier le moins du monde. Souvent, dans ce cas, la structure se montre nettement lamelleuse, par exemple chez les *Cladophora* et les *Bryopsis*, ce qui semble indiquer une croissance de la membrane par l'apposition de couches successives.

Il est plus difficile d'expliquer la formation à la surface de certaines membranes d'ornements variés en forme d'épines saillantes ou d'ailes très développées, comme il s'en présente dans les carapaces celluloso-siques des Péridiniens (fig. 349) ou dans la coque épaisse des œufs ou des kystes.

La membrane est souvent le lieu d'un dépôt minéral de silice ou de calcaire. La silice est surtout abondante dans les valves des Diatomées, mais on la rencontre encore dans les kystes des Chrysomonadinées, dans le squelette des Silicoflagellés, dans la membrane des Hétérokontées. Le calcaire est répandu dans les Floridées (*Lithothamnion*, *Corallina*, Mélobésiées, *Liagora*) ; il existe également chez les Siphonées calcaires (Algues vertes) et chez les Cyanophycées (Rivulaires encroustantes). La membrane de certains *Chara* est aussi le siège d'une précipitation de calcaire assurant au thalle une certaine rigidité.

Lorsqu'une cellule se divise, une nouvelle membrane s'établit qui sépare les deux cellules-filles. Cette cloison nouvelle peut apparaître d'emblée dans toute son étendue, à l'état tout d'abord d'une très mince pellicule qui se raffermie ensuite, ou bien encore le développement peut se faire à la manière d'un diaphragme prenant appui sur l'ancienne membrane et s'accroissant peu à peu vers l'intérieur (*Spirogyra*, *Cladophora*). Les cloisons complètes sont exceptionnelles dans le cas de la structure continue (Siphonées) (Fig. 176, p. 184).

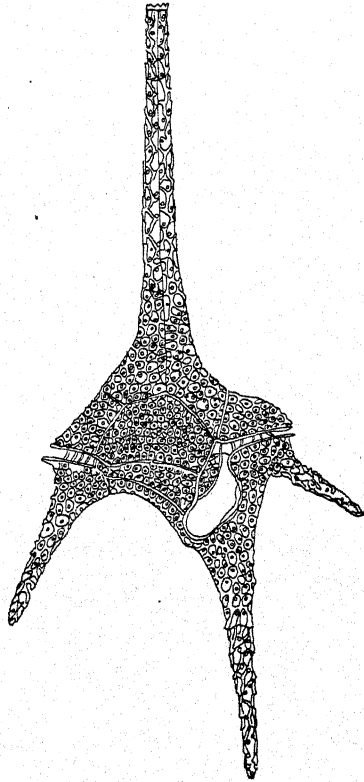


FIG. 349. — *Ceratium hirundinella typica*.  
Carapace, d'après ENTZ G. (1927).

L'existence de communications protoplasmiques entre cellules voisines au travers de très petits orifices de la membrane (plasmodesmes) n'est connue chez les Algues que dans des cas particuliers. Tels sont les perforations groupées en plages criblées dans la paroi de certaines Fucacées et Laminariacées. Ce sont surtout les communications intercellulaires des

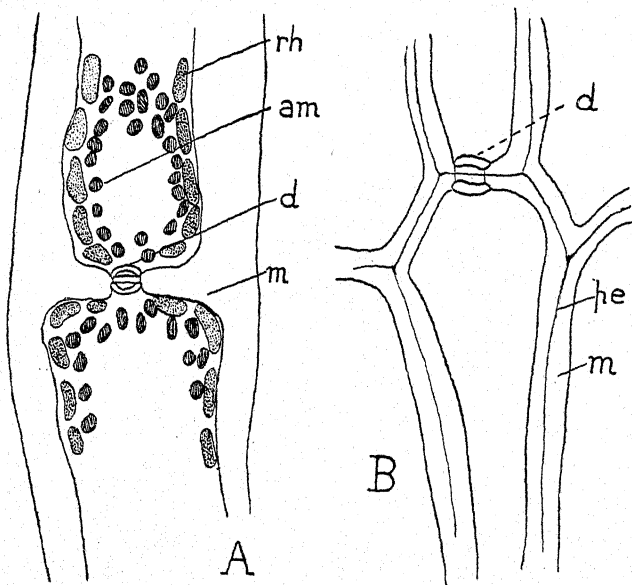


FIG. 350. — Communications intercellulaires des Floridées. Original. A. *Antithamnionella sarniensis*,  $\times 1.350$ ; — B. *Falkenbergia Doubletii*,  $\times 1.350$ : (rh) rhodoplastes; (am) amidon des Floridées; (d) disques placés en regard des ponctuations; (m) membrane; (pe) région mitoyenne pectique de la membrane.

Floridées (fig. 350) qui retiennent l'attention par leur régularité et leurs dimensions exceptionnelles. Dans tous les cas il s'agit de petits emplacements circulaires où la membrane demeure mince (probablement réduite à sa cloison mitoyenne pectique) et se montre traversée par de nombreux et fins canalicules occupés sans doute par le protoplasme. De chaque côté une différenciation très chromatique, en forme de disque, se trouve placée comme un obturateur entre les protoplasme voisins (fig. 350 d). (MANGENOT, 1924; F. MIRANDA, 1930).

### Le Cytoplasme.

Le Cytoplasme des Algues ne diffère pas de celui des plantes vertes en général. C'est une matière protéique complexe, associée à diverses substances telles que des lipoides, organisée, d'apparence homogène ou le plus souvent granuleuse, douée de mouvement, dans laquelle se trouvent inclus des plastes ou *chromatophores*, des *chondriosomes*, des *granula*, des

*vacuoles* remplies de suc cellulaire (*vacuome*), enfin des *enclaves* diverses (lipides, fucosane, corps protéiques). Le cytoplasme participe de la nature des colloïdes et sa consistance varie sans doute d'une cellule à une autre. On peut d'ailleurs trouver dans une même cellule plusieurs catégories de cytoplasme.

Les chromatophores (fig. 353 *pl* 351, *chr*) constituent le support de la chlorophylle et des pigments qui lui sont associés. Leur forme est très variable : discoïde, rubanée, filamenteuse, réticulée. Ils atteignent parfois une haute différenciation, par exemple chez les Conjuguées (*Spirogyra*, *Closterium*) et chez les Chaetophorées (*Draparnaldia*) (fig. 351 *chr*), en même temps qu'une taille exceptionnelle qui fait d'eux l'élément le plus apparent de la cellule.

Les chromatophores sont fréquemment le siège d'une production d'amidon dont les grains se forment et grossissent en des points quelconques, ou bien se groupent autour d'une région différenciée de la substance du plaste qu'on nomme un *pyrénoïde* (*pyr*). Les chromatophores possèdent un ou plusieurs pyrénoïdes. Ces derniers existent aussi chez des Algues qui n'élaborent pas d'amidon, par exemple chez des Floridées (*Acrochaetium*, *Bangiacees*, etc...).

Les chromatophores, comme les plastes ordinaires, jouissent d'une certaine autonomie dans la cellule ; ils peuvent se multiplier en se divisant en deux moitiés par étranglement. C'est là un phénomène qu'il est facile d'observer dans une Vauchérie par exemple (fig. 352). Lorsqu'une cellule se divise, les plastes se divisent également et les plastes des cellules-filles proviennent de ceux de la cellule-mère.

Les *chondriosomes* (fig. 352 *cy.* et 353 *cyt.*), appelés encore *cytosomes* chez les végétaux (P. A. DANGEARD, 1924), forment par leur ensemble le chondriome de la plupart des auteurs. Ce sont, comme l'on sait, de très petits éléments en forme de grains, de bâtonnets ou de filaments peu réfringents, dispersés

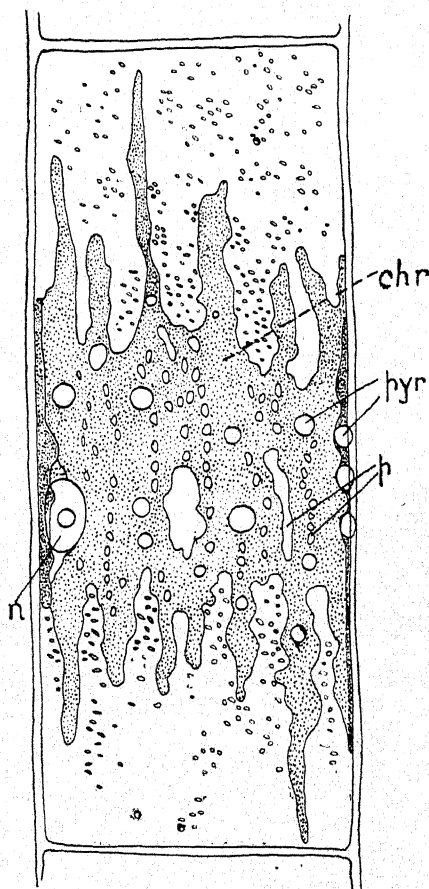


FIG. 351. — Cellule de *Draparnaldia*  $\times 1.250$  : (n) noyau ; (chr) chromatophore ; (pyr.) pyrénoïdes ; (p) perforations du chromatophore ; granulations cytoplasmiques. Original.

dans le cytoplasme, où ils sont susceptibles de se multiplier par division. Leur constitution est lipo-protéique. Ils n'ont été reconnus chez les Algues qu'à une époque assez récente et tout d'abord entrevus par PALLA, F. MOREAU. A l'état vivant ils ont été décrits surtout chez les Vauchéries (MANGENOT, 1922), (P. A. DANGEARD, 1924) les *Spirogyra* (fig. 355) (Pierre DANGEARD, 1924), diverses Diatomées (fig. 353) et Conjuguées (Pierre DANGEARD, 1930). Ils peuvent être observés facilement chez les Floridées

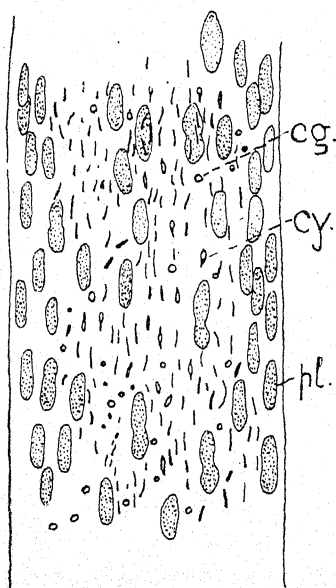


Fig. 352. — Structure du protoplasme d'un *Vaucheria* : (pl) plastas dont certains sont en voie de division ; (cy) cytosomes ; (gr) corps gras. Original  $\times 1.350$ .

à protoplasme très transparent telles que les *Ceramium* (fig. 354), l'*Antithamnionella sarniensis* ; ils sont plus difficiles à voir chez les *Ectocarpus* (fig. 364). Les recherches de MANGENOT (1922) ont montré l'existence de chondriosomes dans les tissus de diverses Floridées et Phéophycées et chez les Characées, où MIRANDE les avait déjà observés.

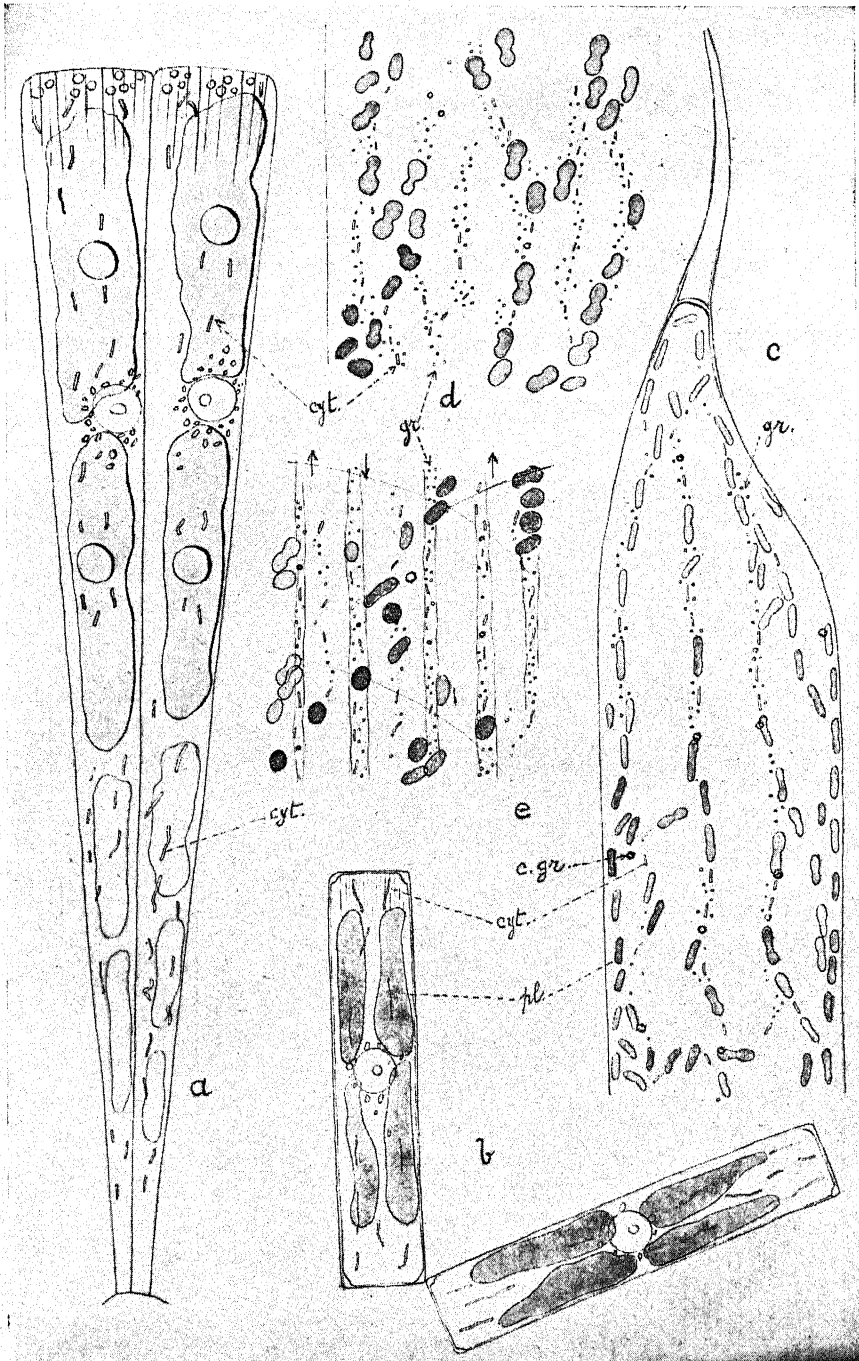
On doit à GUILLIERMOND d'avoir mis en évidence les chondriosomes chez les *Spirogyra* et chez quelques Diatomées (1921), observations que CHADEFAUD (1932) vient d'étendre aux Chlorophycées Isokontées (*Ulva*, *Draparnaldia* etc...).

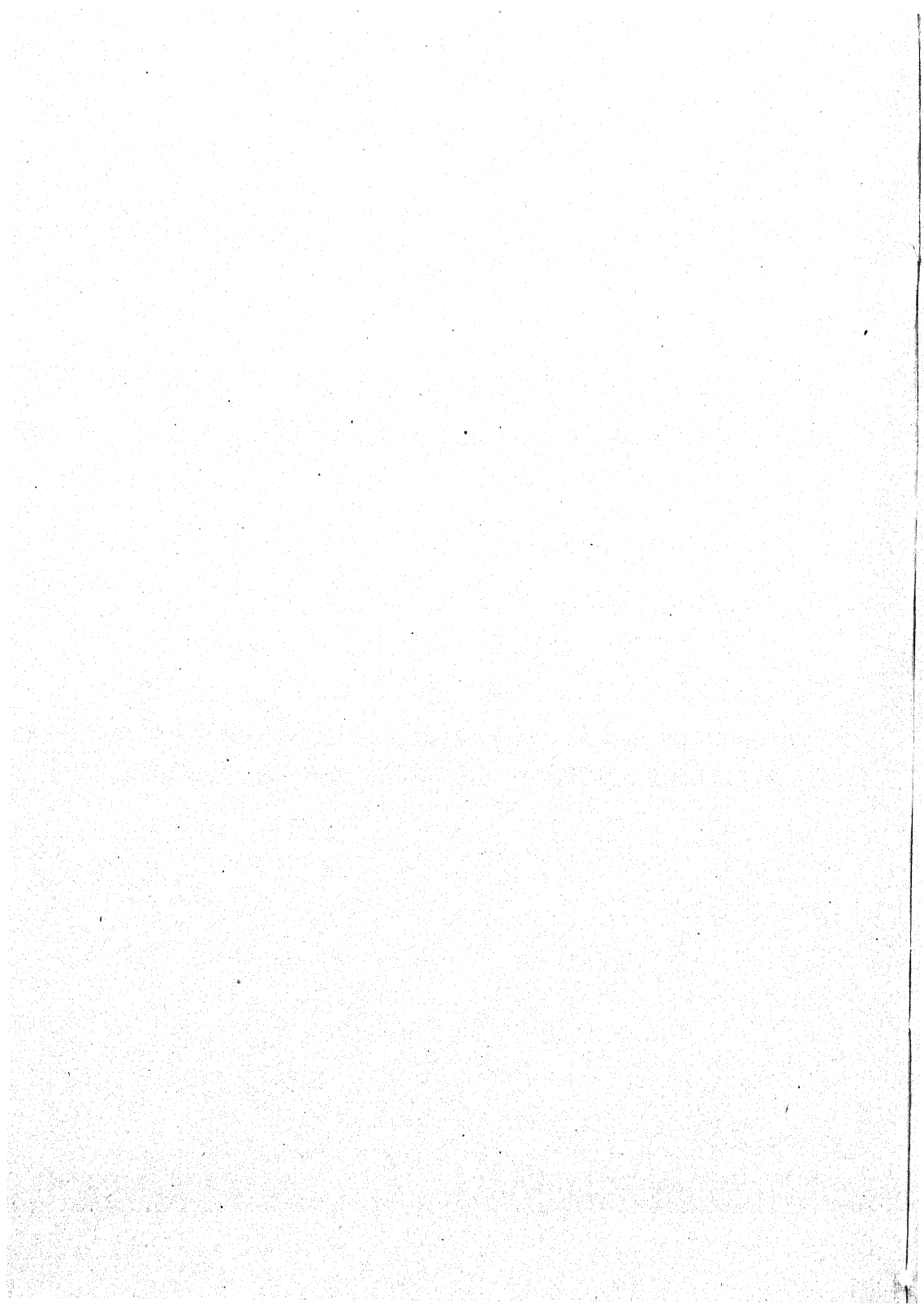
Les chondriosomes sont des bâtonnets peu allongés chez les Diatomées planctoniques du genre *Rhizosolenia* (fig. 353, c) et chez les *Coscinodiscus*. Ils sont parfois filamenteux, très allongés et même ramifiés, par exemple chez les *Bryopsis* (fig. 5). On sait que ces

éléments peuvent être colorés vitalement par des colorants spéciaux tels que le vert janus ou le violet dahlia, mais qu'ils ne fixent pas d'ordinaire les colorants vitaux tels que le rouge neutre. Cependant chez les Vauchéries les cytosomes peuvent être colorés facilement dans le protoplasme vivant au moyen de rouge neutre (fig. 352, cy). Cette coloration permet de noter la présence, dans certains cytosomes, d'inclusions incolores.

Les *granula* (P. DANGEARD, 1924) sont des éléments très petits atteignant tout au plus quelques dixièmes de  $\mu$ , qui sont très abondants chez les *Spi-*

Fig. 353. — (a) *Licmophora flabellata* Ag. deux cellules juxtaposées ; (b) *Fragilaria hyalina* K. deux cellules d'une chaîne ; (c) *Rhizosolenia calcar avis* Schultze ; (d) *Rhizosolenia Castracanei*, cytoplasme ; (e) *R. Temperei*, cytoplasme ; (pl.) plastas ; (cyt.) cytosomes ; gr. granula ; (c. gr.) gouttelettes de corps gras,  $\times 1.200$ .





*rogyra* (fig. 355, gr.), où ils forment comme un fond granuleux très mobile dans certaines parties du cytoplasme. On est conduit à les distinguer des cytosomes chez les *Spirogyra*, à cause de leur taille plus petite et de leurs mouvements de déplacement plus rapides : nous avons observé des *granula* analogues chez les *Zygnema* et chez les Diatomées. Ces *granula* d'après MANGENOT (1929), ne seraient autres que des mitochondries granuleuses ; cependant GUILLIERMOND (1921) ne les a pas observés nettement au moyen des méthodes mitochondriales ; il semble donc que leur nature histochimique soit différente de celle des mitochondries, ce qui justifie la distinction que nous avons faite en nous fondant sur d'autres caractères.

Le cytoplasme est souvent le siège de mouvements variés qui se traduisent, soit par le déplacement des corps figurés qu'il renferme, soit par la formation de pseudopodes, c'est-à-dire d'expansions qui s'établissent en un point quelconque pour se résorber ensuite, soit encore par la rotation de l'ensemble du protoplasme. Le déplacement des cytosomes et des *granula* s'observe le plus généralement (*Spirogyra*) ; celui des chloroplastes et des noyaux est plus rare (*Vaucheria*, Diatomées, *Chara*, *Nitella*). La formation de pseudopodes endo-vacuolaires (fig. 356, c) a été observée par PHILIPS (1925) chez le *Callithamnion byssoideum*, où cette production est particulièrement abondante et constante dans les cellules parfaitement vivantes, comme nous avons pu le constater.

Au protoplasme se rattachent les corps figurés en relation avec les organes locomoteurs (cils, flagelles) et qu'on désigne ordinairement sous le nom de *blépharoplastes*. Leur présence paraît être très générale chez les cellules mobiles (*Chlamydomonas*, Eugléniens, Chrysomonadinées, zoospores et gamètes). Il existe fréquemment un filament coloré, le *rhizoplaste*, reliant le blépharoplaste, situé à la base du cil ou du flagellum, à un corpuscule

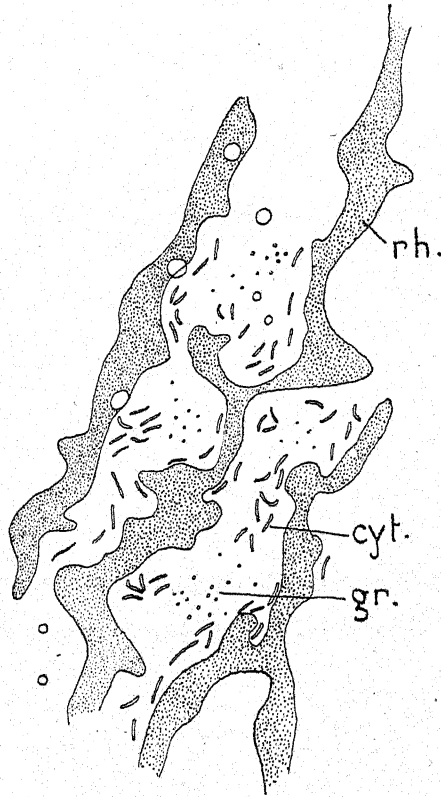


FIG. 354. — Protoplasme d'une cellule internodale d'un *Ceramium*,  $\times 1.350$  : (cyt) cytosomes ; (gr) granula, (rh) rhodoplastes rubanés, irréguliers et ramifiés. Original.

placé au contact du noyau et qui est identifiable le plus souvent à un *centrosome*. Le centrosome se divise pendant la caryocinèse et ses deux moitiés viennent se placer aux deux pôles du fuseau nucléaire. Ils peuvent rester reliés l'un à l'autre, après la division, par un filament de réunion (*paradesmose*) (voir fig. 42, D, E p. 60).

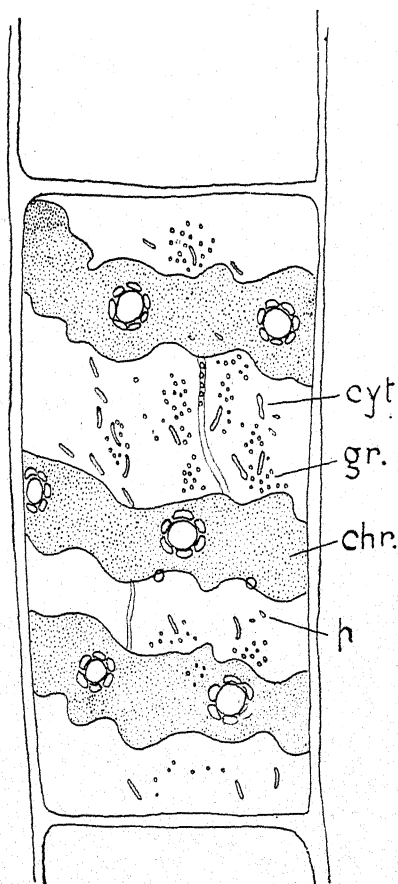


FIG. 355. — Cellule de *Spirogyra*,  $\times 1.350$ , montrant les anses du chromatophore (*chr*), le protoplasme transparent contenant des cytosomes (*cyt*), et des *granula* (*gr*) ; des paillettes cristallines (*p*) se trouvent à la périphérie des vacuoles. Original.

Lorsque le noyau se trouve situé très près de la base du flagellum, il peut n'exister qu'un seul corpuscule jouant à la fois le rôle de *blépharoplaste* et de *centre cinétique* (centrosome). On parle alors d'un *centro-blépharoplaste*.

Le grain rhizoplastique situé au contact du noyau a été nommé *condyle* par P. A. DANGEARD. Les noms de *centriole* pour désigner le centrosome

et de *corpuscule basal* pour désigner le blépharoplaste sont employés assez souvent.

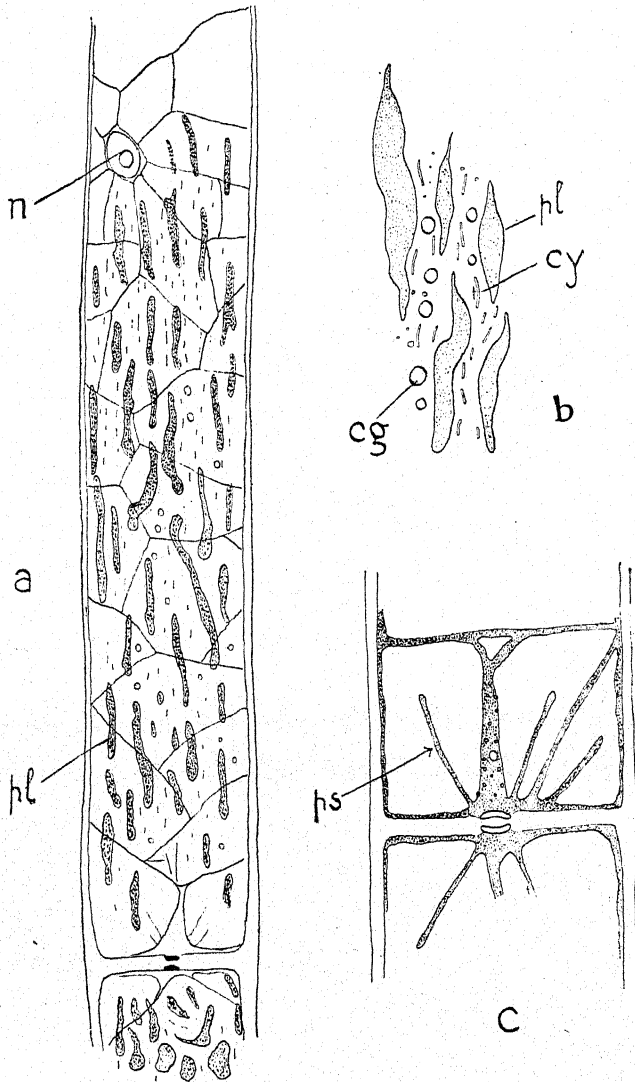


FIG. 356. — *Callithamnion byssoideum* : a. Demi-cellule montrant le noyau (n), les plastides (pl), les cytosomes et les travées cytoplasmiques. — b. Portion de cytoplasme très grossie,  $\times 1.350$  : (cy) cytosomes ; (cg) corps gras. — c. Aspect du cytoplasme au voisinage d'une cloison transversale ; (ps) pseudopodes endo-vacuaires,  $\times 1.350$ . Original.

L'appareil parabasal enfin, si bien étudié par GRASSÉ (1926) chez les Zooflagellés parasites, est encore peu connu chez les Phytoflagellés. GRASSÉ rattache à cette formation le *stigma* des Euglènes.

## Le noyau.

Le noyau est un élément constant de la cellule qui présente chez les Algues les caractères habituels de sa structure. Seul le groupe des Myxophycées

fait exception à la règle, car les cellules de ces Algues bleues sont dépourvues de noyau véritable et c'est un corps central chromatique, dépourvu de membrane propre qui en tient lieu.

Le noyau s'observe assez facilement à l'état vivant ; on lui reconnaît un ou plusieurs nucléoles et une membrane nucléaire ; son apparence peut être homogène ou granuleuse, même à l'état de repos, comme on le constate particulièrement chez les *Edogonium* (fig. 153, a, n), ou mieux encore chez les Dinoflagellés. Dans ce dernier groupe

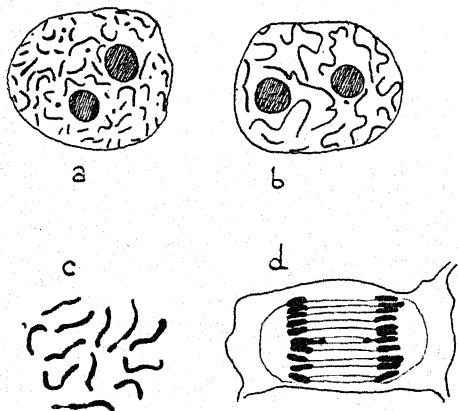


FIG. 357. — a., b., c. *Spirogyra crassa* ; (a, b,) prophase avec spirème. (c) métaphase, vue polaire montrant 12 chromosomes dont 2 portent des « satellites ». — d. Télaphase de *Spirogyra* sp. avec 2 chromosomes pourvus de « satellites », d'après GEITLER (1930).

le noyau très volumineux renferme généralement des grains de chromatine très apparents disposés en chaînettes. Chez les *Spirogyra* au contraire, le noyau présente un aspect homogène, à l'état de repos, quand on l'observe dans les conditions vitales.

Le nucléole est souvent assez volumineux et l'opinion a été soutenue qu'il contribue, dans certains cas, à la formation du matériel chromosomique au cours de la division. On réserve le nom de *caryosome* aux nucléoles qui jouent ce rôle et diffèrent par consé-

quent des nucléoles ordinaires. Chez les Euglénienens le nucléole tient, pendant la cinèse, le milieu de la figure mitotique, où il s'allonge, prend la forme d'un haltère, puis se rompt en son milieu au moment de l'anaphase ; on lui donne assez souvent le nom spécial d'*endosome* (fig. 358, 38, 45.).

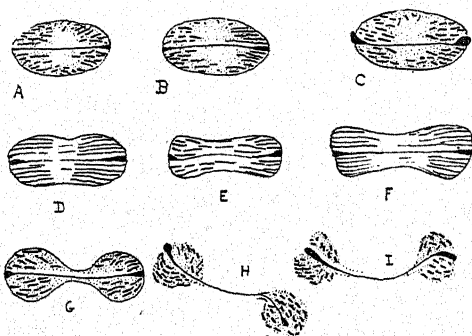


FIG. 358. — *Euglena viridis*, variété *violacea*, haplo-mitose d'après P. A. DANGEARD (1902).

Les Algues nous offrent des exemples très favorables à l'étude de la division nucléaire et c'est ainsi que STRASBURGER (1880) put observer, pendant la vie, les stades de la division à l'état vivant chez les *Spirogyra*. La division nucléaire de ces Conjuguées est d'ailleurs un type classique qui a exercé la sagacité de nombreux chercheurs.

Il résulte de l'ensemble des travaux sur la division nucléaire chez des Algues variées, cette constatation très générale que le procédé mitotique est presque toujours une caryocinèse typique avec des chromosomes souvent petits et nombreux, la présence fréquente d'un fuseau achromatique et l'existence, qui n'est pas rare, de centrosomes. Certains chromo-

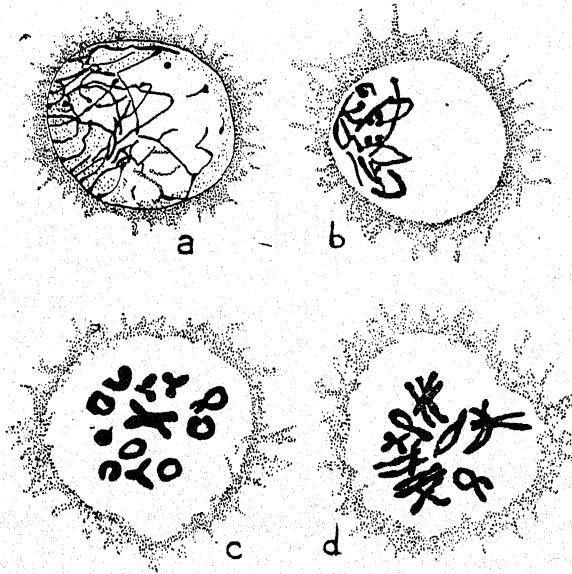


FIG. 359. — Division méiotique de *Cladophora*, d'après HIGGINS (1930) :  
a. Stade pré-synaptique. — b. Synapsis. — c. Diacinèse. — d. Plaque équatoriale avec des chromosomes appariés.

somes peuvent se distinguer des autres par la présence de « satellites » comme on le voit chez certains *Spirogyra* (fig. 357). On a observé dans quelques chromosomes un nombre assez constant de « chromomères » (*Edogonium*). Le nombre le plus faible de chromosomes est sans doute celui qu'on rencontre dans le noyau des Bangiacées (2 chromosomes), le nombre le plus élevé celui du noyau des Dinoflagellés (plus de 200 chromosomes chez les *Ceratium*) (fig. 60; a, b). La division directe (amitose) est tout à fait exceptionnelle et elle ne se rencontre guère que dans les cellules des Characées, où elle se produit dans les cellules internodales et dans les cellules âgées des rhizoïdes.

Les circonstances principales de la vie des noyaux sont, en dehors des phénomènes normaux de la division somatique, la fusion nucléaire qui suit

la fécondation et la méiose ou réduction chromatique (fig. 359 et 360). Les procédés méiotiques se retrouvent chez les Algues avec les caractères essentiels qu'ils offrent chez les êtres vivants en général. C'est par l'observation des stades particuliers de *synapsis* (fig. 360 c), de *diacinèse* (fig. 360 g

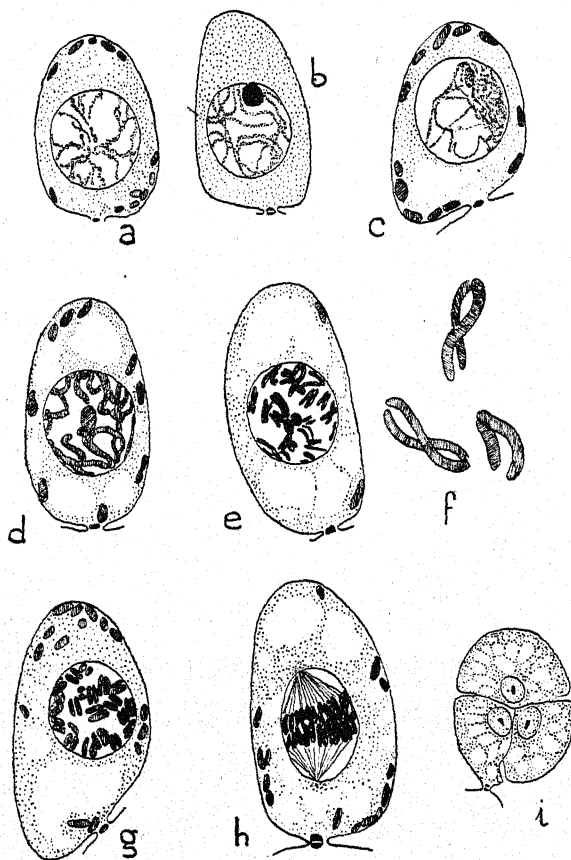


FIG. 360. — Division méiotique de *Polysiphonia violacea*, d'après YAMANOUCHI (1907): a., b. Cellule-mère du tétrasporange avec son noyau aux stades pré-synaptiques. — c. Synapsis. — d. Stade post-synaptique. — e. Chromosomes bivalents associés par paires. — f. Couples de chromosomes du stade précédent, vus à un plus fort grossissement. — g. Diacinèse. — h. Métaphase. — i. Tétrasporange divisé en tétraspores.

et 359 c), que l'on peut reconnaître une mitose réductrice et la distinguer d'une division somatique.

### Le vacuome.

Le système des vacuoles normales présente chez les végétaux supérieurs des caractères assez réguliers et assez constants pour qu'on puisse l'identi-

fier presque toujours assez facilement. Il s'agit d'un ensemble d'enclaves liquides, remplies de suc cellulaire riche en eau, pouvant être plasmolysées et jouissant de la propriété à peu près générale d'une coloration vitale aisée par les colorants dits « vacuolaires », rouge neutre en particulier (P. DAN-GEARD, 1923).

Chez les Algues, il existe un vacuome de même sorte, assimilable sans aucun doute, à celui des Plantes d'organisation plus élevée, mais il est souvent assez difficile de le reconnaître, surtout chez les formes inférieures, parmi les diverses inclusions et produits divers du métabolisme qui encombrent parfois le protoplasme. On s'aperçoit alors que certains des criteriums sur lesquels on peut se baser d'ordinaire pour distinguer le vacuome se révèlent insuffisants, ou même peuvent se montrer complètement en défaut.

C'est ainsi que les éléments cellulaires si fréquents dans les cellules des Phéophycées et que l'on désigne sous le nom de « grains de fucosane », se colorent vitalement comme les vacuoles du vacuome, et peuvent présenter la taille, l'apparence et le même degré de fluidité que des vacuoles ordinaires. Le cas n'est pas isolé et les globules tannoïdiques des Conjuguées, *Zygnema* (fig. 201) et *Mougeotia* possèdent également à un degré élevé le pouvoir de fixer les colorants vitaux. Ces globules sont pourtant des inclusions indépendantes des grandes vacuoles typiques qui coexistent à côté d'elles et ils ne leur sont reliés très probablement par aucun terme de passage.

Certains auteurs admettent que la cellule des Algues, dans les cas précédents, renferme plusieurs sortes de vacuoles : les « grains de fucosane » ne seraient, dans cette opinion, que des vacuoles un peu différentes des autres. Ces vues seraient exactes bien entendu, si l'on attribuait au mot de vacuole un sens très large, désignant d'une manière générale une inclusion demi-fluide ; mais, si l'on réserve au mot vacuole le sens précis d'élément constitutif du vacuome, les grains de fucosane ne doivent plus être considérés comme des vacuoles, et il est nécessaire de leur appliquer un autre nom ; il faut les nommer des inclusions ou des enclaves, par exemple, termes qui ont l'avantage de pouvoir s'appliquer à des corps très variés sans préjuger de leur nature chimique ou physique.

La distinction qui s'impose entre vacuoles véritables et inclusions diverses n'est pas une simple question de mots, car le vacuome a les caractères d'un appareil constant de la cellule des Algues et des autres Végétaux, tandis que les grains de fucosane, grains de tanins et autres inclusions, se présentent comme des cas particuliers et, pour les rattacher au vacuome, il faudrait qu'un lien génétique fut démontré à cet endroit.

Nous distinguerons donc le vacuome proprement dit, des enclaves diverses classées sous le nom général de *produits du métabolisme*, parmi lesquelles nous mentionnerons les *grains de fucosane*, les *globules tannoïdiques* des Conjuguées, l'*amidon* des Floridées, le *paramylon* des Eugléniens, la *leucosine* des Chrysophycées et des Hétérokontées, les *corps iridescents* des Floridées,

les gouttelettes de *corps gras*, les *inclusions à iode* des ioduques et les *inclusions à brome* des bromuques.

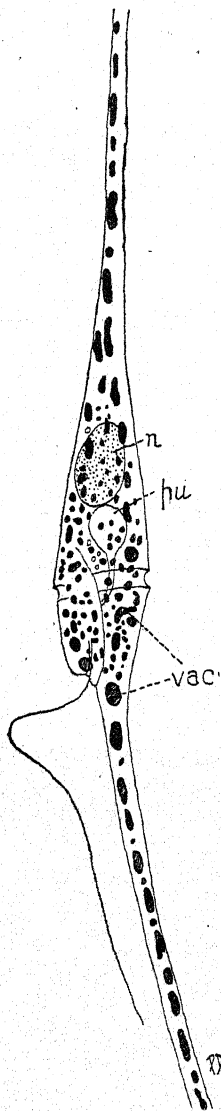


FIG. 361. — *Ceratium strictum* Ok. Original,  $\times 500$  (color. vitale) : (n) noyau ; (pu) pyrenoid ; (vac) vacuoles ; les plastes n'ont pas été représentées.

Le vacuome des Algues se trouve habituellement sous la forme de grandes vacuoles remplissant une partie importante de la cavité cellulaire, comme on peut l'observer en particulier chez les Conjuguées, les Diatomées, les Ulothricacées. Dans ce dernier groupe les vacuoles occupent fréquemment les deux pôles opposés de la cellule, par exemple chez les *Hormidium*, le *Stichococcus bacillaris*. Le plus souvent les diverses vacuoles du vacuome sont semblables et présentent la même constitution, mais il peut arriver qu'une partie d'entre elles se distinguent par une composition chimique légèrement différente ; le cas est rare, mais il existe assez nettement chez les *Edogonium* par exemple, où les vacuoles plus petites, situées au voisinage du noyau se colorent vitalement par le rouge neutre avec une teinte qui indique une alcalinité plus marquée que celle des autres vacuoles plus grandes. Le même cas se présente chez diverses Diatomées comme nous avons pu l'observer également. Au même ordre de faits se rapporte sans doute l'existence chez le *Desmarestia Dudresnayi* d'espaces vacuolaires ne fixant pas les colorants vitaux et différant ainsi des vacuoles normales qui coexistent à côté d'elles et qui accumulent au contraire ces mêmes colorants. CHADEFAUD (1930) a donné des détails sur cette question.

Chez les Algues inférieures (Flagellées, Proccocacées, Volvocales) et occasionnellement dans divers autres groupes, le vacuome peut être à l'état de très petites vacuoles, le plus souvent sphériques ou quelquefois même filamenteuses. Les *Euglena* (fig. 36 vo), les *Pleurococcus*, les *Pleurastrum*, les *Prasiola*, montrent des exemples très intéressants d'un vacuome dispersé pouvant être composé d'une véritable poussière de petites vacuoles granuleuses (P. DANGEARD, DE PUYMALY). Le terme de vacuole devient alors presque impropre pour désigner ces éléments minuscules qui sont constitués par une matière condensée, certainement très peu fluide.

Chez diverses Fucacées (*Fucus*, *Ascophyllum*, *Pelvetia*) les cellules superficielles du thalle contiennent également, d'après des recherches récentes (P. DANGEARD, 1930), un vacuome du même type

(fig. 273). Il est utile de souligner que ce genre de vacuoles se rencontre de préférence dans des Algues que leur genre de vie amène à subir des périodes de dessiccation temporaire. Cependant chez les formes inférieures (*Euglena*) (P. DANGEARD, 1924) (*Ceratium*, fig. 361), cet état du vacuome doit être considéré comme de caractère primitif et non adaptatif.

La composition chimique du vacuome est sans doute assez variable. Il est fréquent d'y rencontrer des tanins (*Spirogyra*), des composés phénoliques, des matières protéiques, ainsi que des sels organiques et des sels minéraux

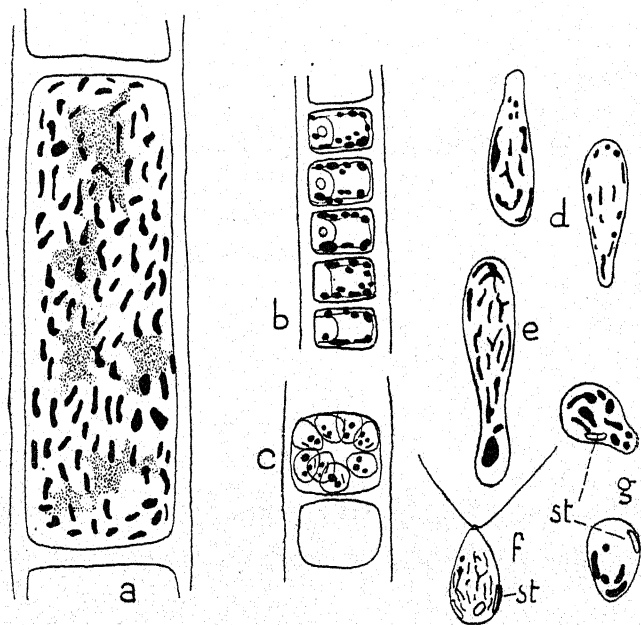


FIG. 362. — a. Cellule d'un *Cladophora* dans laquelle sont figurées seulement les vacuoles pariétales (en noir) et les vacuoles de la profondeur (en gris). — b., c. *Ulothrix pseudo-flacca* montrant la disposition du vacuome (en noir) dans les cellules végétatives (b) et dans un zoosporange (c). — d., e. Zoospores de *Cladophora* peu après la fixation. — f. Zoospore de *Bryopsis plumosa* : (st) stigma. — g. Zoospore d'*Ulva lactuca* venant de se fixer ; en noir, le vacuome filamenteux ou réticulé Original  $\times 1.350$ .

(iodures des Laminaires). Des précipités peuvent s'y former normalement et y présenter l'aspect amorphe ou cristallin (corps protéiques des *Nitella* [fig. 212], cristaux de  $\text{SO}^4\text{Ca}$  des Conjuguées, etc...).

Le vacuome des Algues se transmet par les corps reproducteurs (zoospores en particulier), comme l'avait déjà observé WENT autrefois (1890). La méthode des colorations vitales permet d'observer dans les zoospores des *Cladophora* (fig. 362 d, e.), *Ulothrix*, *Ulva*, *Enteromorpha* (fig. 370), *Bryopsis* (fig. 362, f) *Ectocarpus*, des vacuoles généralement petites, sphériques, ou filamenteuses, dont dérivent les vacuoles des plantules au moment de la

germination. Ce sont là des observations que nous avons pu faire récemment et qui sont une confirmation de l'ancienne conception de WENT sur la transmission des vacuoles par les corps reproducteurs.

L'origine des vacuoles du vacuome donne souvent lieu à quelques discussions. Nous avons soutenu, d'une manière très générale, que le vacuome

était un constituant cellulaire autonome, non susceptible d'apparaître *denovo* (1923). Les observations de LEBLOND (1928) sur la formation de nouvelles vacuoles dans le protoplasme des *Closterium* sont extrêmement douteuses et nous n'avons jamais pu les vérifier. Nous avons constaté au contraire la naissance de vacuoles accessoires par le bourgeonnement de la vacuole à cristaux (fig. 363 et 194 c).

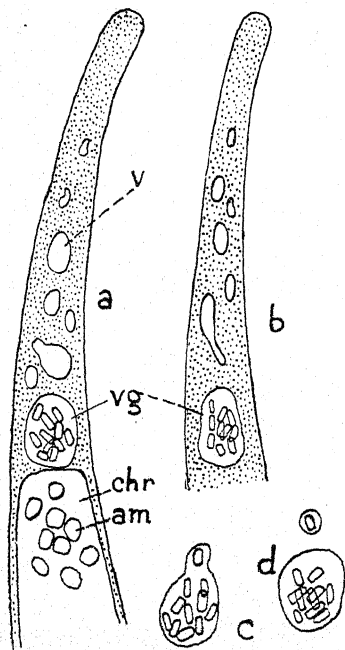


FIG. 363. — *Closterium rostratum* : a., b. Extrémités d'une même cellule dessinées à quelques minutes d'intervalle, montrant la disposition des vacuoles (vg) et (v); (chr) chromatophore; (am) amidon. — c., d. Deux stades du bourgeonnement par la vacuole à cristaux d'une petite vacuole secondaire entraînant avec elle un cristal de  $\text{SO}_4 \text{ Ca}$ . Original  $\times 1.350$ .

### Enclaves et Produits du métabolisme.

Chez les Algues brunes s'observent, dans le protoplasme, des corps réfringents, de forme et de taille très variable, souvent accumulés en grand nombre autour des noyaux et dont nous avons déjà parlé sous le nom de « grains de fucosane » (fig. 364, *fuc*). Les caractères chimiques du fucosane sont ceux des composés phénoliques et, d'une façon plus précise, ils représentent des phloroglucotannoïdes comme l'ont montré CRATO et H. KYLIN. En raison de cette constitution, les grains de fucosane se colorent en noir par l'acide osmique, en rouge par la vanilline chlorhydrique et ils fixent avec une grande facilité les colorants vitaux tels que le rouge neutre et le bleu de crésyl.

Les grains de fucosane ont été considérés comme un organe particulier de la cellule, doué de mouvement propre et, pour cette raison, ils ont reçu un nom particulier, celui de *physodes* (CRATO, 1892). Le mouvement propre dont ils donnent l'apparence n'est évidemment qu'une illusion due aux déformations passives subies à l'intérieur du protoplasme, mais les changements de forme qu'il est facile d'observer, surtout sur les gros grains, montrent que la substance des physodes peut revêtir une consistance demi-fluide.

L'origine du fucosane et son rôle sont assez mal connus. Les éléments

de cette substance paraissent avoir la faculté de multiplier leur nombre dans une même cellule par division, mais rien n'autorise à penser qu'ils ne peuvent pas naître *de novo*. MANGENOT (1922) les avait décrits tout d'abord comme des précipités vacuolaires, mais il est revenu plus récemment sur cette opinion et les considère aujourd'hui comme des vacuoles spéciales (1930).

Nous avons observé chez le *Tilopteris Mertensii* (1930) des grains de

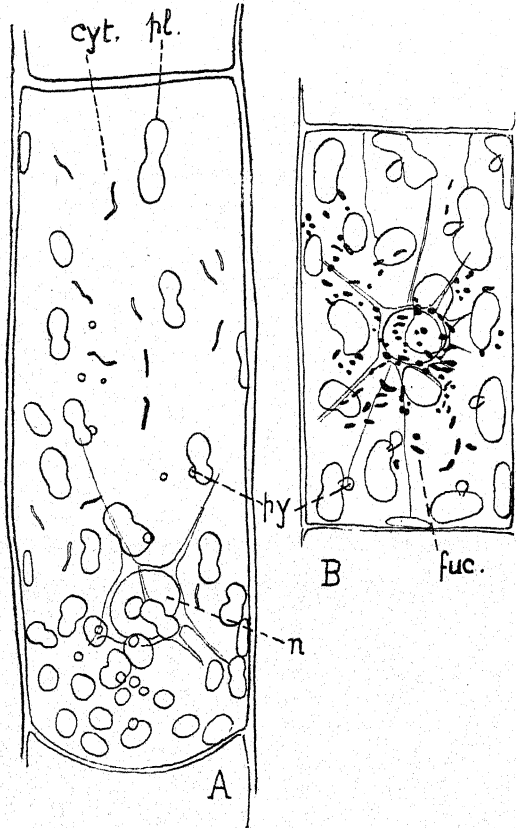


FIG. 364. — A. Cellule d'*Ectocarpus* montrant le noyau (n), les plastes bruns (pl), les cytosomes (cyt). — B. Cellule d'*Ectocarpus* colorée vitalement ; en noir le fucosane (fuc) ; certains plastes portent des pyrénoides (py). Original,  $\times 1.350$

fucosane dont la forme se modifie très rapidement ; ces grains sont par conséquent très fluides et nous avons contribué à établir que, d'une manière générale, les grains de fucosane se trouvaient logés dans le protoplasme et non à l'état libre dans le vacuome, par exemple chez les *Fucus* et chez les *Ectocarpus*.

Un certain nombre de Conjuguées telles que les *Mougeotia* et les *Zygnema*

contiennent normalement des globules réfringents, groupés à la surface des chromatophores et autour du noyau. Ce sont des corps tannoidiques qui se colorent en noir par le tétr oxyde d'osmium et qui fixent les colorants vitaux habituels ; il paraît assez légitime de les comparer aux grains de fucosane des Phéophycées. Comme ces derniers, ce sont des enclaves particulières, des sortes de vacuoles spéciales riches en composés phénoliques.

L'amidon, que l'on trouve en abondance chez les Floridées est un produit hydrocarboné spécial voisin de l'amidon ordinaire, mais se colorant par l'iode en brun acajou ; il se présente dans les cellules à l'état de grains réfringents plus ou moins volumineux. Le plus souvent l'amidon floridéen apparaît dans la cellule d'une manière indépendante, mais, dans certains cas, on peut observer l'amidon comme une sorte de dépôt à la surface des plastes. Il est probable que l'amidon floridéen se forme, plus souvent qu'on ne le croit, en certaines régions des chromatophores, mais qu'il se détache ensuite et devient libre dans le protoplasme, lorsque les grains ont acquis une certaine taille. Nos observations personnelles sur ce sujet ne nous permettent pas de suivre MANGENOT (1922), lorsqu'il affirme que l'amidon chez les Floridées se forme toujours indépendamment des plastes.

Le *paramylon* (fig. 36, 37, *par*), très abondant parfois chez les Eugléniens est un corps hydrocarboné réfringent, ne se colorant pas sous l'action de l'iode. Il se présente dans les Euglènes sous forme de bâtonnets plus ou moins gros, de fuseaux, ou de granules. La forme en anneau n'est pas rare chez les *Phacus* et les *Lepocynclis*. Autant qu'on sache ce corps est caractéristique du groupe des Eugléniens. Le paramylon n'est pas en relation avec les chloroplastes ou les leucoplastes et il se rencontre aussi bien chez les espèces colorées que chez les types d'Eugléniens incolores. Le paramylon n'est pas attaqué par la plupart des acides : seul l'acide sulfurique concentré le dissout lentement. Il est liquéfié rapidement par une solution de potasse de concentration suffisante.

La *leucosine* (fig. 23, *leu*) est un produit du métabolisme particulièrement fréquent chez les Chrysomonadinées, certains Flagellés incolores et quelques Hétérokontées. C'est un corps d'apparence homogène et fortement réfringent, incolore, qui se présente à l'état d'inclusions plus ou moins volumineuses. Alors que le paramylon affecte toujours des formes bien définies, la leucosine forme des masses, irrégulières parfois et de contour variable. La consistance est probablement demi-fluide. La leucosine est soluble dans l'eau et elle est dissoute par de nombreux réactifs ; sa nature chimique est encore hypothétique.

Les *corps iridescents* des Floridées représentent une catégorie spéciale d'inclusions, souvent volumineuses, qui s'observent chez les *Chylocladia*, *Nitophyllum* et quelques autres espèces, où elles sont la cause de l'iridescence. On appelle ainsi la propriété que possèdent certaines Algues de réfléchir une lumière colorée, sous certaines incidences.

Les corps iridescents étudiés par BERTHOLD (1882) et FABER (1913) sont

des masses d'apparence vacuolaire, à contenu finement granuleux, que l'on trouve dans certaines cellules superficielles des *Chylocladia*. D'après leurs réactions microchimiques, il s'agirait le plus souvent de corps d'une nature protéique. Cependant, il est certain que les corps responsables de l'iridescence des Floridiées, ont une composition chimique assez variée. Il existe, par exemple, des inclusions de cette nature qui donnent les réactions des composés phénoliques, par exemple chez les *Laurencia*. Certaines sont peut-être même des enclaves de corps gras.

Il existe également des corps iridescents chez plusieurs Phéophycées (*Cystoseira*, *Dictyota*) (fig. 366). Le reflet coloré est localisé sur des inclusions assez volumineuses contenues dans les cellules superficielles. BERTHOLD n'avait pas distingué suffisamment ces corps, des grains de fucosane : c'est surtout évident dans la figure qu'il donne pour le *Cystoseira* et qui est reproduite par OLTMANN (1922, III, p. 389). D'après nos observations chez les *Dictyota* et les *Cystoseira*, les inclusions iridescentes sont des éléments cellulaires distincts, indépendants du fucosane et leur nature est protéique.

Les corps iridescents des Algues sont à coup sûr chimiquement très variés. Il est possible qu'ils représentent, dans certains cas, une partie du vacuome détourné de sa composition habituelle. Ce sont, dans tous les cas, des « vacuoles spéciales » dont il conviendra de rechercher l'origine et les relations qu'elles peuvent avoir avec le vacuome proprement dit.

Les *vacuoles pulsatiles* sont plutôt des organes spéciaux que des enclaves. Il est possible qu'elles aient un lien génétique avec le vacuome dont elles représenteraient une partie spécialisée. Leur coloration vitale, par le rouge neutre notamment, est possible, comme nous l'avons observé chez les *Chlamydomonas* (1924).

Les gouttelettes de corps gras sont très fréquentes dans la cellule des Algues. On les observe facilement chez les *Vaucheria*, les *Spirogyra*, de nom-

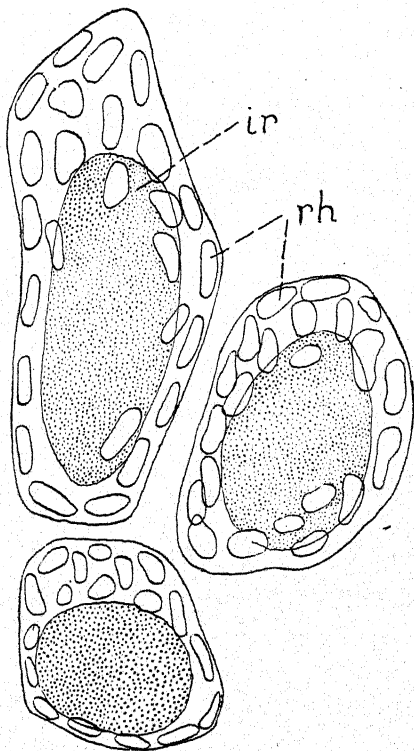


FIG. 365. — *Chylocladia Kaliformis*. Original,  $\times 1.350$ . Cellules superficielles renfermant des enclaves iridescentes (ir) ; (rh) rhodoplastes.

breuses Hétérokontées ; les corps gras sont probablement répandus partout

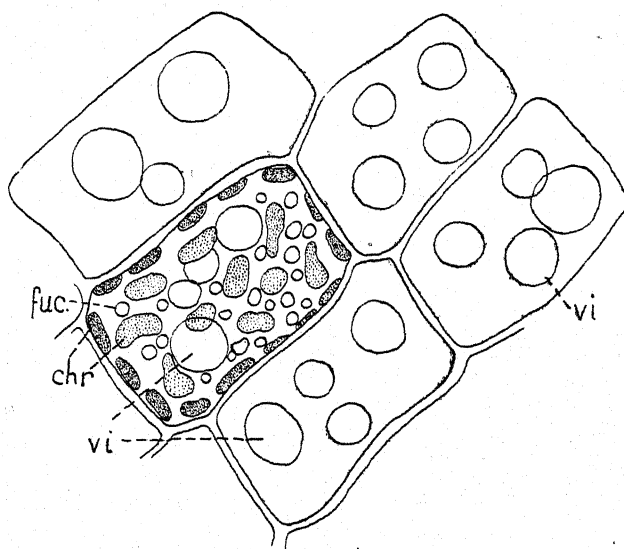


FIG. 366. — *Dictyota dichotoma*. Cellules superficielles du thalle (le contenu de l'une d'entre elles est seul détaillé) ; (chr) phéoplastes ; (vi) inclusions iridescentes ; (fuc) grains de fucosane. Original,  $\times 1.350$ .

dans les cellules, mais le plus souvent à l'état de très fins microsomes.

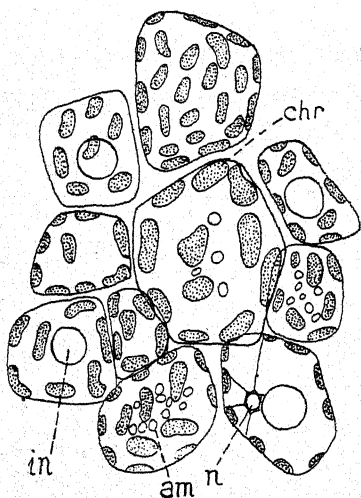


FIG. 367. — *Plocamium coccineum*. Cellules superficielles du thalle : (n) noyau, (in) inclusion protéique ; (chr) plastes ; (am) amidon. Original,  $\times 1.350$ .

Dans les œufs et les organes de conservation, ils s'accumulent à l'état de globules souvent volumineux. Les corps gras paraissent se former dans le protoplasme sans relation avec les autres constituants cellulaires, cytosomes ou plastes, dans des conditions telles qu'il est assez vraisemblable que ces derniers jouent un rôle dans leur formation (*Spirogyra*). Les *Vaucheria* offrent des exemples analogues, mais il paraît bien démontré (P. A. DANGEARD, 1924), là du moins, que les gouttelettes d'huile contractent une adhérence avec les plastes postérieurement à leur formation dans le protoplasme.

Les enclaves réfringentes des « blausenzellen », cellules glandulaires des Floridées (fig. 347), ont souvent attiré l'attention. Leur nature exacte avait donné lieu à des interprétations très variées, jusqu'à ce que SAUVAGEAU

(1925-1926) ait montré que ces « blasenzellen » correspondaient à des cellules riches en iode ou en brome. Il les appelle des *ioduques* et des *bromuques*. Cytologiquement les « blasenzellen » sont des cellules gonflées par une inclusion réfringente qui finit par envahir presque toute la cellule. L'inclusion est distincte des vacuoles du vacuome qui peuvent être colorées vitalement dans son voisinage (*Bonnemaisonia asparagoides*) (fig. 347). Les principales espèces de Floridées où se rencontrent des ioduques et des bromuques ont été déjà citées (p. 361). Des inclusions d'apparence analogue à celle des « blasenzellen » se rencontrent encore chez diverses Algues, telle que les *Plocamium coccineum* (fig. 367). On ne sait pas si elles représentent le lieu d'accumulation d'un produit particulier (Pour la bibliographie concernant les ioduques et les bromuques, voir p. 407).

## BIBLIOGRAPHIE

- BERTHOLD (G.). — Beiträge z. Morphol. u. Physiol. der Meeresalgen. (*Pringsh. Jahrb.*, 13, p. 569, 1882).
- CAZALAS. — Sur l'évolution du vacuome des Charas dans ses relations avec les mouvements du cytoplasme (*C. R. Ac. Sc.*, 140, p. 314, 1930).
- CHADEFAUD (M.). — Contribution à l'étude de quelques éléments morphologiques des cellules chez les Algues de mer (*Le Botaniste*, XVIII, I-VI, p. 155-168, 1927).
- La répartition des physodes dans les cellules des Phéophycées (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. 77, p. 15-18, 1930).
- L'instabilité cytoplasmique chez les Algues (*Travaux cryptogamiques dédiés à L. Mangin*, p. 167, 1931).
- CHEMIN (E.). — Les cellules glandulaires dans les genres *Schizymenia* et *Turnerella* (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. 70, p. 642, 1930).
- CONARD (A.). — Sur la division cellulaire chez *Spirogyra* (*C. R. Soc. Biol.*, 102, p. 71, 1929).
- CRATO (E.). — Die Physode, ein Organ des Zellenleibes (*Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, X, 1892).
- CZURDA (V.). — Morphologie und Physiologie des Algenstärke-Kornes (*Beih. z. Bot. Centralbl.*, 45, I, p. 97-270, 1928).
- DANGEARD (P.-A.) et DANGEARD (P.). — Recherches sur le vacuome des algues inférieures (*C. R. Ac. Sc.*, 178, p. 1038-1042. Paris, 1924).
- La structure des Vauchéries dans ses rapports... (*La Cellule*, 35, 1924).
- DANGEARD (Pierre). — Le vacuome chez les Euglénienés (*Bull. Soc. bot. Fr.*, 71, p. 297-298, 1924).
- Quelques remarques nouvelles sur le Cytoplasme des Spirogyres (*Rev. algol.*, t. I, p. 422, 1924).
- Sur l'existence de deux variétés du *Spirogyra fluviatilis* Hilse et sur le cytoplasme de ces Algues (*Le Botaniste*, XXII, p. 15, 1930).
- Observations vitales sur le protoplasme des Algues (*C. R. Ac. Sc.*, t. 190, p. 1576, 1930).
- A propos de quelques travaux récents sur les grains de fucosane des Phéophycées (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 77, p. 369-375, 1930).

- DANGEARD (Pierre). — Le mouvement protoplasmique et les cytosomes chez les Diatomées (*Ann. de Protistol.*, III, fasc. 2-3, pl. V, 1931).
- La vacuome des Algues et sa transmission par les zoospores (*C. R. Ac. Sc.*, 194, pp. 2319-2322, 1932).
- FABER (F. C. von). — *Zeitschr. f. Botan.*, 5, p. 801, 1913.
- GEITLER (L.). — Über den Bau der Kerne zweier Diatomeen (*Arch. f. Protistenk.*, p. 625-636, 1929).
- Über die Kernteilung von *Spirogyra* (*Arch. f. Protistenk.*, 71, p. 79, 1930).
- GEMEINHARDT (K.). — Zur Cytologie der Gattung *Achnantidium* (*Ber. d. deutsch. Bot. Gesell.*, 43, p. 544-550, 1925).
- GRASSÉ (P.). — Vacuome et appareil de Golgi chez les Euglénieniens (*C. R. Ac. Sc.*, 181, p. 482-484, Paris, 1925).
- Contribution à l'étude des Flagellés parasites (*Thèse, Paris*, 1926 et *Arch. de Zool. expér.*).
- GUILLIERMOND (A.). — Nouvelles observations sur la structure des Cyanophycées (*C. R. Ac. Sc.*, 180, p. 951-954, 1925).
- HALL (R. R.). — Mitosis in *Ceratium hirundinella* O. F. (*Californ. Publ. Zool.*, 28, p. 29-64, 1925).
- HAUPT (A. W.). — Cell structure and cell division in the Cyanophyceae (*Bot. Gaz.*, 75, p. 170-190, 1923).
- IKARI (J.). — On the nuclear and cell division of a planktondiatom *Coscinodiscus subbulliens* Jörg. (*Bot. Mag.*, 37, p. 96-108, 1923).
- JOST (L.). — Einige physikalische Eigenschaften des Protoplasmas von *Valonia* und *Chara* (*Protoplasma*, Bd. VII, 1929).
- KARLING (J. S.). — Nuclear and cell division in *Nitella* and *Chara* (*Bull. Torrey Bot. Club.*, 53, p. 317-379, 1926).
- KRETSCHMER (H.). — Beiträge zur Cytologie von *Ædogonium* (*Arch. f. Protistenk.*, 71, p. 101, 1930).
- KYLIN (H.). — Über die Inhaltsskörper der Fucoideen (*Arkiv. f. Botan.*, 11, 5, 1912).
- Über die Blasenellen bei *Bonnemaisonia*, *Trailliella* und *Antithamnion* (*Zeitschr. f. Botan.*, Bd. 23, p. 217, 1930).
- LEBLOND (E.). — Formation des vacuoles accessoires chez le *Closterium lunula* Nitzsch. (*C. R. Ac. Sc.*, 186, p. 1311, 1928).
- LEE (S.). — Cytological study of *Stigonema mamillosum* (*Bot. Gaz.*, 83, p. 420-424, 1927).
- LINDSBAUER (K.). — Über eigenartige Zellkerne in *Chara*-Rhizoiden (*Österr. Bot. Gesell.*, 76, p. 249-262, 1927).
- MANGENOT (G.). — Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme des Algues (*Arch. de morph. génér. et exp.*, fasc. 9, 1922).
- Sur les communications protoplasmiques dans l'appareil sporogène de quelques Floridées (*Rev. Algol.* I, p. 376, 1924).
- A propos de la communication de M. Defer sur les grains de fucosane (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 77, p. 366, 1930).
- MIRANDE (R.). — Recherches sur la composition chimique de la membrane et sur le morcellement du thalle chez les Siphonales (*Ann. des Sc. Nat. Bot.*, 1913).
- MUNDIE (J. R.). — Cytology and life-history of *Vaucheria geminata* (*Bot. Gaz.*, 87, p. 397-410, pl. 13-14, 1929).

- OHASHI (H.). — Cytological study of *Oedogonium* (*Bot. Gaz.*, 90, p. 177-197, 1930).
- PANINI (F.). — Osservazioni sulla sostanza fondamentale nella membrana cellulare di diverse Algue (*Atti. Inst. Veneto di. Sc. Lett. ed. Arti.*, 84, p. 57, 1924-1925).
- PHILLIPS (R. V.). — On vacuolar pseudopodia in a species of *Callithamnion* (*Rev. Algolog.*, 2, 1925).
- PUYMALY (A. de). — Sur le vacuome des Algues vertes adaptées à la vie aérienne (*C. R. Ac. Sc.*, 178, p. 958-960, 1924).
- SAUVAGEAU (C.). — Sur l'iridescence des *Cystoseira* (*C. R. Soc. Biol.*, 71, p. 684, 1911).
- SCHNEIDER (H.). — Kern und Kernteilung bei *Ceratium tripos* (*Arch. f. Protistenk.*, 48, p. 302-315, 1924).
- SCHUSSNIG (B.). — Die Kernteilung bei *Cladophora glomerata* (*Oster. bot. Zeitschr.*, 72, p. 199-222, 1923).
- Die mitotische Kernteilung bei *Ulothrix zonata* Kütz. (*Zeitschr. f. Zellforsch. und mikrosk. Anat.*, Bd. 10, p. 642-650, 1930).
- STRASBURGER (E.). — Zellteilung und Zellbildung, 3<sup>e</sup> éd., 1880.
- TCHANG LI HOUE. — L'origine des inclusions graisseuses chez quelques algues (*C. R. Soc. Biol.*, 91, p. 262, 1924).
- TUTTLE (A. H.). — The location of the reduction divisions in a Charophyte (*Univers. Calif. Public. Bot.*, 13, p. 227-234, 1926).
- VAN WISSELINGH (C.). — Über die aryokinèse bei *Oedogonium* (*Beih. z. bot. Centralbl.*, 23, 1908).
- WILSON (C. N.). — The cytology and reproduction of the flagellate *Trachelomonas volvocina* (*Trans. Amer. Micros. Soc.*, 47, p. 434-443, 1928).
- ZIMMERMANN (W.). — Zytologische Untersuchungen an *Sphacelaria fusca* Ag. (*Zeitschr. f. Bot.*, 15, p. 113-175, 1923).
-

## CHAPITRE XX

# PHYSIOLOGIE

---

### I. — Nutrition minérale.

Les éléments nécessaires à la vie des Algues peuvent être déterminés, comme chez les Végétaux en général, par la méthode analytique et par la méthode synthétique. L'analyse des Algues rencontre à vrai dire plus de difficultés que celle des Plantes supérieures, parce qu'il n'est pas toujours facile de se procurer des récoltes en bon état et pures de tout mélange, ou d'obtenir de la même espèce des lots uniformes et comparables. La détermination souvent délicate, la rareté de certaines espèces, sont aussi des obstacles et cela nous explique que les bonnes analyses d'Algues ne soient pas très nombreuses et que certains éléments soient plutôt connus qualitativement que quantitativement.

La composition des Algues se ressent naturellement des milieux très divers qu'elles habitent, or l'un des plus importants de ces milieux est l'eau de mer. Ce sont donc des éléments minéraux empruntés à l'eau de mer que nous trouvons chez les formes marines, mais par une propriété très remarquable, appelée l'*absorption sélective*, les Algues ont le pouvoir d'accumuler dans leurs tissus certains éléments qui sont rares, ou pauvrement représentés dans le milieu extérieur. C'est ainsi que le rapport K/Na dont la valeur est de 0,035 environ dans l'eau de mer passe à près de 1 ou à plus de 1, dans la plupart des espèces d'Algues, monte à 10 dans l'*Ulva lactuca* et atteint 78 dans le *Rhodomenia palmata* (BERTRAND et ROSENBLATT, 1928).

La *sélection* des ions peut-être expliquée en comparant la membrane à un ultra-filtre (RUHLAND); les ions Na seraient arrêtés, par exemple, parce qu'ils seraient revêtus de molécules d'eau, c'est-à-dire *hydratisés* (MOND, GENEVOIS).

Il semble que ce soit une nécessité que la composition du milieu extérieur et celle du milieu intérieur présentent une différence notable, car, si l'on en croit une expérience d'OSTERHOUT, des cellules de *Valonia* placées dans leur propre suc cellulaire meurent rapidement.

L'accumulation par les Algues de certaines substances rares ou peu abondantes de l'eau de mer est surtout frappante pour le carbonate de

chaux qui tient une si grande place dans la composition des Corallines et des *Lithothamnion*, la silice des Diatomées, le brome de nombreuses Floridées, l'iode des Laminaires et de plusieurs Floridées, le manganèse du *Padina pavonia*. Parmi les faits de ce genre, l'accumulation de l'iode est cependant la plus remarquable du fait que l'eau de mer contient seulement des traces de ce métalloïde (environ 2 mgr. 5 par litre). D'autre part le calcaire et la silice constituent des incrustations ou des dépôts dans la membrane, tandis que l'iode a pu être localisé dans l'intérieur des tissus vivants et même d'une façon très précise dans les vacuoles cellulaires (réaction du bleu de crésyl). Il existe chez les Laminaires, au moins pour la plus grande part, sous forme d'iodures (voir à ce sujet p. 262).

La méthode synthétique permet d'apprécier quels éléments sont nécessaires à la nutrition des Algues : elle repose, comme on le sait, sur des expériences de culture dans des milieux artificiels où l'on a réuni, sous forme de solutions de sels purs, les diverses substances qui favorisent le développement. Les Algues que l'on peut élever en culture pure sont naturellement les seules auxquelles cette méthode ait pu s'appliquer jusqu'ici.

Les résultats obtenus nous font connaître les besoins des Algues en éléments minéraux ; ceux-ci ne diffèrent d'ailleurs pas de ceux des Plantes vertes supérieures. Les éléments indispensables sont les mêmes, c'est-à-dire le carbone, l'hydrogène, l'oxygène, l'azote, le potassium, le magnésium, le phosphore, le soufre, le fer. Le fer est nécessaire à la formation de la chlorophylle. Le calcium et le chlore sont utiles ou nécessaires dans certains cas particuliers. On ignore, en l'absence d'expériences, si des éléments très abondants chez certaines Algues tels que l'iode, le brome ou le manganèse, sont indispensables aux espèces qui en renferment de fortes proportions. Le silicium n'est pas nécessaire, même aux Diatomées, puisqu'on a pu cultiver ces organismes dans un milieu rigoureusement privé de ce métalloïde, mais la carapace ne se forme pas dans ces conditions (voir p. 86).

La pénétration des sels minéraux comme celle des substances quelconques de la nutrition n'est pas localisée chez les Algues, autant qu'on sache, en un lieu déterminé. Sur toute leur surface les Algues présentent généralement des membranes celluloses ou pectiques, susceptibles d'être traversées facilement par l'eau et par des substances diverses. Les phénomènes d'osmose, ceux de l'imbibition, enfin les *échanges d'ions* entre la membrane et le milieu extérieur (DEVAUX), jouent ici le même rôle que chez les autres Végétaux, mais comme ils ne peuvent suffire à expliquer les échanges avec le milieu extérieur, on a été conduit à faire de nombreuses hypothèses sur la constitution des membranes et ces hypothèses s'appuient sur des expériences qui ont eu très souvent comme objet des Algues diverses.

La perméabilité des cellules aux différents sels peut être évaluée par plusieurs méthodes. Le moyen le meilleur consiste à placer, pendant un certain temps, les cellules dans la solution dont on veut étudier les propriétés et à rechercher ensuite par l'analyse s'il y a eu pénétration. La difficulté dans l'application consiste à reconnaître ce qui a passé réellement à travers

la substance vivante et ce qui a été retenu par les membranes. Lorsque la solution qui pénètre dans les cellules est un colorant, il est souvent facile de s'assurer s'il traverse ou non la membrane protoplasmique, puisque l'on peut constater directement sa présence dans la vacuole cellulaire (fig. 368) ; mais s'il s'agit d'un sel quelconque, ce contrôle est plus délicat.

Les Algues possédant de très grosses cellules plurinucléées telles que les *Halicystis*, *Valonia*, *Nitella*, *Griffithsia*, peuvent être utilisées dans ces expériences. Le suc cellulaire, contenu dans de très grandes vacuoles entourées d'une mince couche protoplasmique et de la membrane, peut être recueilli assez facilement et soumis à l'analyse.

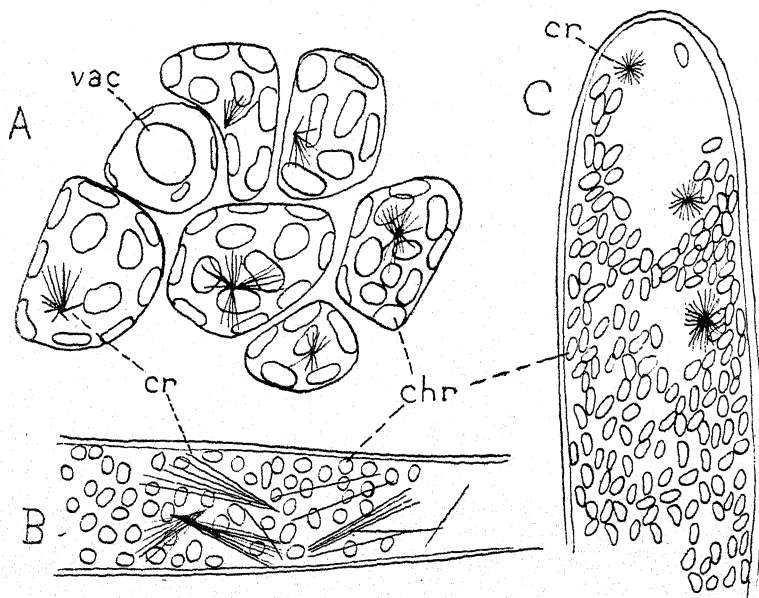


FIG. 368. — A. Cellules superficielles d'*Asparagopsis hamifera* colorées par le bleu de crésyl : (vac) vacuole de l'ioduque ; (cr) cristaux en aiguilles rouges formés dans les vacuoles cellulaires. — B. Portion d'une pinnule de *Bryopsis plumosa* : (cr) cristaux bleus formés par le bleu de crésyl et déposés dans la vacuole centrale. — C. *Bryopsis plumosa*; cristaux en oursins, endovacuolaires, formés par le rouge neutre après coloration vitale. Original.

En coupant l'extrémité d'une cellule de *Nitella* et en effectuant une pression légère, le suc cellulaire peut être recueilli à l'exclusion du protoplasme et des chloroplastes. Dans une expérience, la cellule est placée tout d'abord dans une solution dont on veut connaître le mode de pénétration, puis elle est retirée, lavée et débarrassée de l'eau superficielle au moyen d'un papier filtre. Le suc cellulaire peut-être recueilli ensuite, par coupure ou par le moyen d'une pipette capillaire, et soumis à l'analyse.

Des recherches quantitatives par cette méthode sont dues à Miss IRWIN qui a utilisé le bleu de crésyl brillant. Le suc cellulaire dans lequel s'est accumulé le colorant est recueilli dans un tube capillaire dont la coloration

est comparée à celle de tubes semblables contenant des solutions du colorant à des concentrations connues. La pénétration se comporte vis-à-vis du facteur temps comme une réaction monomoléculaire réversible. Il est possible que le colorant se combine avec un constituant cellulaire. La vitesse de pénétration du colorant est augmentée par l'alcalinité de la solution extérieure et inversement l'exosmose du colorant, qui se produit lorsqu'une cellule colorée est placée dans une solution dépourvue de colorant, est plus rapide si cette solution est acide.

Les expériences faites avec le *Valonia macrophysa* ont montré que la cellule, tant qu'elle reste vivante, s'oppose absolument à l'entrée de certaines substances (magnésium) ou, dans certains cas, n'en admet que des traces (calcium). Le potassium au contraire est accumulé à une concentration beaucoup plus grande que celle qui existe dans l'eau de mer.

L'analyse suivante met bien en évidence les différences qui existent entre la composition de l'eau de mer où vivent les *Valonia* et le suc cellulaire de ces mêmes Algues.

Composition moléculaire exprimée en % des halogènes.

	Eau de mer (Bermudes)	Suc cellulaire de <i>Valonia</i> <i>macrophysa</i>
Cl + Br. ....	100,00	100,00
Na .....	85,87	15,08
K .....	2,15	86,24
Ca .....	2,05	0,288
Mg .....	9,74	trace ?
SO <sup>4</sup> .....	6,26	trace ?

Dans les expériences que nous avons faites sur l'absorption des iodures par les Laminaires (1931) nous avons employé une méthode d'analyse rapide qui a donné de bons résultats. Cette méthode s'applique aux stipes de *Laminaria* dont on peut faire une coupe transversale ; sur cette coupe on recherche la répartition des iodures par le moyen d'un diagramme (voir p. 261) obtenu sur papier amidonné. Si un tel diagramme est réalisé après un séjour dans une solution d'iodures, on observe que ces derniers ont pénétré dans les tissus jusqu'à une certaine profondeur. Les Laminaires absorbent donc facilement les iodures, mais il est probable que la pénétration a lieu par les membranes et non par l'intérieur des cellules. En effet le bleu de crésyl ne permet pas d'obtenir de cristaux rouges dans les cellules profondes à un niveau où les diagrammes indiquent la présence d'iodures abondants. Cela tient à ce que le bleu de crésyl réagit seulement avec les iodures qui ont pénétré dans les vacuoles cellulaires et qui se sont accumulés à une concentration notable (Voir à ce sujet p. 262).

Il y a des cas nombreux où la pénétration d'un sel à l'intérieur du protoplasme vivant peut être décelée par ce qu'on appelle la *régression de la plasmolyse*. Lorsqu'une solution plasmolyse une cellule et que la rétraction

du protoplasme, tout d'abord obtenue, est suivie d'une expansion qui lui fait reprendre sa situation primitive, on peut en conclure que le sel de la solution a pénétré peu à peu, de façon à augmenter la pression osmotique interne jusqu'à la rendre égale à la pression externe. Par ce procédé, appliqué aux cellules de *Spirogyra*, OSTERHOUT a pu montrer que beaucoup de sels étaient capables de traverser la paroi protoplasmique vivante. La régression de la plasmolyse est plus ou moins rapide suivant la nature du sel. Ces expériences ont montré que des sels non solubles dans les lipides peuvent pénétrer dans la cellule, ce qui est en désaccord avec la théorie d'OVERTON sur la nature des membranes.

Les échanges de matières minérales ont été mis en évidence par OSTERHOUT en mesurant la résistance électrique des tissus de *Laminaria*, soumis au passage d'un courant et placés en contact avec diverses solutions. Ces expériences ont montré que l'altération des tissus était accompagnée d'un accroissement de la perméabilité. Elles ont révélé l'action antagoniste de certains sels : c'est ainsi que l'effet d'une solution pure de chlorure de sodium est neutralisé par l'addition d'une petite quantité de chlorure de calcium.

Le passage des sels à travers les tissus vivants a été mesuré par BROOKS (1916) en notant la diffusion qui se produit à travers un diaphragme constitué par un fragment d'une lame de *Laminaria*. Par ce moyen il a montré que le protoplasme des *Laminaria* était perméable aux sels inorganiques et que des altérations se produisaient avec certains sels, les uns produisant un accroissement, les autres une diminution de la perméabilité.

Il faut noter ici que les échanges de sels n'ont pas toujours lieu dans une seule direction, celle de la pénétration dans les cellules vivantes. C'est ainsi que les phénomènes d'*exosmose*, correspondant à la sortie de certains sels, sont peut-être assez fréquents. Avec des Laminaires, nous avons démontré que l'action de l'eau douce ou de l'eau distillée provoquait rapidement une sortie importante des iodures renfermés à l'intérieur des cellules (P. DANGEARD, 1931). Cette exosmose se produit également lorsqu'une Linaire est placée dans une solution de chlorure de sodium pur, de densité égale à celle de l'eau de mer. Au contraire, dans l'eau de mer normale, les iodures ne diffusent pas à l'extérieur, sauf à partir du moment où la vitalité est atteinte. Il est possible que, dans la nature, de minimes variations dans la composition de l'eau de mer puissent être suffisantes pour déterminer une faible exosmose de certains sels. Ce n'est là d'ailleurs, il faut bien le dire, qu'une pure hypothèse, formulée récemment par KYLIN (1930-1931), mais qui ne s'appuie encore sur aucune expérience.

L'eau de mer normale, dans laquelle ne se produit pas d'exosmose, peut être considérée comme une *solution balancée*, c'est-à-dire une solution dans laquelle l'influence des différents sels se trouve équilibrée, les uns ayant tendance à augmenter, les autres à diminuer la perméabilité.

## II. — La nutrition carbonée.

Les Algues, au point de vue de la nutrition carbonée, se comportent à la manière des plantes vertes supérieures du milieu aquatique. La plupart tirent leur carbone du  $\text{CO}_2$  dissous dans les eaux, grâce au phénomène chlorophyllien. Celles qui sont aériennes assimilent sans doute directement le carbone du  $\text{CO}_2$  atmosphérique.

Un certain nombre d'Algues cependant voient leur développement facilité par la présence de matières organiques en dissolution dans le milieu extérieur. Leur mode de vie est appelé *myxotrophe*, parce qu'elles font appel à deux sources différentes de carbone, tandis que celui des premières est dit *autotrophe*. On peut classer encore sous la même rubrique les Algues assez rares pourvues de chromatophores et capables d'une nutrition animale. Une dernière catégorie comprend les Algues qui vivent exclusivement aux dépens des matières organiques et ne peuvent assimiler le carbone atmosphérique : elles sont dépourvues de pigment chlorophyllien et sont dites *hétérotrophes*. Parmi elles peuvent être distinguées les saprophytes, les parasites, et les Algues incolores à nutrition animale (cas très rare).

Il faut remarquer que l'autotrophie et l'hétérotrophie ne sont pas des qualités inhérentes à un type d'Algue donné. Une Chlorelle dans le liquide de Knop à la lumière, se comporte en autotrophe ; à la lumière, en présence de glucose, elle est myxotrophe. Tout dépend donc des circonstances. Par contre un Flagellé incolore, le *Polytoma uvella*, ne pourra pas se développer en autotrophe.

Dans la nature, certaines Algues sont connues pour vivre de préférence dans des milieux riches en matière organique. On suppose qu'elles utilisent ces substances, bien que le fait ne soit pas toujours démontré par des expériences. C'est ainsi que les *Prasiola*, les *Enteromorpha* et les *Ulva*, les Caulerpes acquièrent un beau développement lorsque la matière organique abonde. Le *Porphyridium cruentum*, beaucoup de Cyanophycées vivant au pied des murs humides, sont favorisés sans doute par l'abondance de l'azote minéral ou organique (Algues nitrophiles). La nutrition azotée des Algues mériterait d'ailleurs d'être traitée dans un chapitre spécial. Certaines Algues du sol peuvent même intervenir, en association avec des Bactéries, pour fixer l'azote de l'air.

Les cultures pures permettent de préciser l'utilisation par les Algues d'un grand nombre de substances. KUFFERATH (1913) a montré le rôle très favorable du glucose parmi les sucres, de la peptone, de l'asparagine, du glycocolle. Les Volvocacées, d'après JACOBSEN (1910), se développent bien dans les milieux contenant des matières azotées, telles que l'albumine ou des matières analogues putréfiées. Les acides organiques tels que l'acide acétique, formique, oxalique, tartrique, lactique, citrique, malique, peuvent être également assimilés par les Algues à de faibles doses et sous forme de sels alcalins.

Le glucose et la peptone sont de beaucoup les aliments organiques les plus favorables au développement des Algues (MATRUCHOT et MOLLIARD, 1908). A l'obscurité, le *Scenedesmus acutus* peut vivre et se reproduire pendant très longtemps en milieu glucosé et peptoné et la chlorophylle continue à se former normalement, bien qu'elle ne joue plus son rôle habituel (RADAIS, P. A. DANGEARD, 1921).

L'importance de la fonction chlorophyllienne pour la nutrition carbonée des Algues demeure naturellement très grande : lorsque la lumière manque, ou que son intensité tombe au-dessous d'une certaine limite, les Algues font défaut ; c'est ainsi que les grottes sous-marines obscures sont dépourvues de végétation et, sous une certaine épaisseur d'eau, la vie des Algues devient impossible. En effet, l'intensité de la lumière totale est rapidement diminuée par son passage à travers une nappe d'eau et d'autre part les diverses radiations sont inégalement absorbées, les rayons rouges disparaissant les premiers.

La vie en profondeur des Algues a été diversement appréciée. Il y a lieu tout d'abord de faire une distinction à ce sujet entre les formes planctoniques et les formes fixées. Les premières vivent en majorité dans les couches d'eau comprises entre 0 et 25 m., mais la limite inférieure de la végétation du plancton chlorophyllien est très inférieure à 25 m., surtout dans les océans. A partir d'une certaine profondeur (environ 100 m.) les cellules végétales vivantes deviennent très rares. Cependant SCHILLER (1931) a trouvé dans l'Adriatique par des fonds de 400 à 1.200 m. des cellules vert-jaunes de 3-5  $\mu$ , qui semblent appartenir aux Chroococcacées ou peut-être aux Cyanochloridinées.

Les organismes du plancton capables de photo-synthèse sont en première ligne les Diatomées ; parmi les Péridiniens, les *Ceratium*, *Goniiodoma*, *Pyrocystis*, certains *Peridinium*. Les Silicoflagellés et les Coccolithinées, malgré leur petite taille, jouent également un rôle très important dans l'assimilation du carbone.

Les Algues fixées, benthiques, ne peuvent également vivre au delà d'une certaine limite qui varie avec la transparence de l'eau et les conditions d'insolation locale et qui n'est pas la même non plus suivant la nature des espèces.

Dans les grands lacs ce sont habituellement les Characées qui descendent à la plus grande profondeur, surtout les Nitelles. Le *Nitella syncarpa* atteint 15 m. au-dessous de la surface dans le lac Pavin et 23 m. dans le lac d'Annecy (Pierre DANGEARD). Diverses Cladophoracées descendent assez bas, tels que le *Rhizoclonium profundum* (10 à 15 m.) et l'*Aegagropila profunda* (3 à 24 m.) ; enfin, le *Vaucheria Schleicheri* possède une végétation vigoureuse et fructifie par 18 à 20 m. de fond dans le lac d'Annecy (Pierre DANGEARD). Certaines Cyanophycées ont été observées beaucoup plus bas encore. Dans le lac de Constance, ZIMMERMANN (1928) observe des Algues jusqu'à 45 m. : ce sont les *Cladophora profunda*, *Hildenbrandtia rivularis*, *Bodanella Lauterboni*, *Chantransia Chalybea*.

Les Floridées d'eau douce (*Lemanea*, *Batrachospermum*) n'ont pas été citées en profondeur ; au contraire les Floridées marines paraissent bien être les Algues capables de vivre aux plus bas niveaux. Ce sont des Floridées encroûtantes (Squamariées), ou des Mélobésiées qui forment la limite de la végétation à 45 m. dans la Manche (G. HAMEL) et même plus profondément encore jusqu'à 55 m., dans quelques dragages effectués à bord du *Pourquoi Pas* ? (Pierre DANGEARD).

En Méditerranée, dans la baie de Naples, BERTHOLD récoltait encore des Algues par 120 à 130 m. de profondeur. Le *Pourquoi Pas* ? a dragué en 1923 des Lithothamniées vivantes en Méditerranée, jusqu'à 140 m. près de Pantellaria, des Laminaires (*L. Rodriguezii*) par 60 à 75 m. de fond, des Siphonées vertes (*Codium bursa*) par 40 à 45 m. Des limites de végétation ont été données pour de nombreuses espèces d'Algues par HELGI JONSSON en Islande, par KOLDERUP ROSENVINGE dans les eaux danoises.

Il fut un temps où l'on croyait que la végétation algale se répartissait aux différents niveaux suivant la pigmentation : les Algues vertes près de la surface, les Algues brunes dans une zone plus profonde et les Algues rouges aux plus bas niveaux. Ce schéma fournit en réalité une image inexacte. L'existence de ceintures de végétation liées au niveau est bien réelle, mais celles-ci ne correspondent nullement à la nature du pigment. La lumière en effet n'est pas toujours le principal facteur qui intervient dans la distribution des Algues, et les zones de végétation à des niveaux bien déterminés se rencontrent surtout le long des côtes à marées. C'est la durée plus ou moins grande de l'émersion qui joue le rôle principal dans l'établissement des associations de Fucacées et de Laminaires si caractéristiques de certains niveaux. Quant aux Chlorophycées elles se rencontrent parfois dans les dragages profonds et ne dominent pas toujours dans les couches supérieures. Certaines d'entre elles (*Cladophora* sp. plur.) craignent une insolation trop vive ; d'autres (*Enteromorpha*, *Chaetomorpha aerea*) vivent en pleine lumière.

Les Floridées sont les plus sensibles de toutes les Algues à la radiation lumineuse. La plupart d'entre elles vivent de préférence dans une lumière très atténuée, l'écran protecteur pouvant être constitué, soit par une épaisseur d'eau plus ou moins considérable, soit par la conformation des rochers ou la présence d'un manteau d'Algues étrangères. C'est dans les grottes préservées du soleil direct qu'elles possèdent leurs couleurs les plus vives. On y rencontre les *Nitophyllum*, *Delesseria*, *Plocamium*, *Sphaerococcus*, *Callithamnion*, particulièrement remarquables par leurs teintes rouge-carmin.

Certaines Floridées se développent cependant en pleine lumière : par exemple le *Polysiphonia sertularioides* en Méditerranée vit souvent au-dessus du niveau où il se montre faiblement coloré. L'eau plus chaude des petites cuvettes élevées et le ressac lui sont probablement nécessaires. Le *Chondrus crispus*, lorsqu'il vit dans la région de l'*Himanthalia*, verdit, tandis que les exemplaires d'un niveau inférieur, mieux protégés contre la radiation sont colorés en rouge foncé.

Les Floridées se trouvant être en majorité des Algues d'ombre ou de profondeur, l'on s'est demandé quel rôle jouait la phycoérythrine dans l'assimilation. D'après ENGELMANN (1883) le maximum de l'assimilation chez les Algues rouges n'est pas situé comme pour les Algues vertes dans la région rouge du spectre (entre les raies B et C), mais dans la région verte entre les raies D et E. Ce déplacement du maximum permettrait aux Floridées d'assimiler sous une certaine épaisseur d'eau où les rayons verts pénètrent plus profondément que les rayons rouges. Par un procédé différent de celui d'ENGELMANN, WURMSER (1921) a mis en évidence le même phénomène chez le *Rhodomenia palmata*; d'après lui « la phycoérythrine agit comme un sensibilisateur et déplace le maximum de sensibilité du système assimilateur vers la région du spectre qui est précisément la plus intense dans le rayonnement solaire ». Il admet que la phycoérythrine a, dans la photosynthèse, exactement le même rôle physiologique que le pourpre rétinien dans la vision, c'est-à-dire qu'elle constitue un sensibilisateur permettant l'assimilation aux faibles éclairagements.

Il ne suffit pas d'ailleurs pour expliquer la distribution des Floridées d'attribuer à la phycoérythrine un rôle sensibilisateur; il faut encore savoir pourquoi ces Algues vivent mal dans les régions éclairées. L'exemple des *Chondrus* et des *Rhodomenia* qui verdissent à la lumière directe semble indiquer une action destructive de la radiation sur la phycoérythrine, de nature à troubler profondément les échanges physiologiques normaux.

La synthèse chlorophyllienne a fait l'objet des recherches importantes de P. A. DANGEARD (1927) dans lesquelles ce sont très souvent des Algues (*Chlorella*, Oscillaires, Diatomées, etc.) qui ont servi de sujet d'expériences. Les résultats obtenus ont une portée générale pour la fonction chlorophyllienne et nous ne retiendrons ici que les faits concernant les Algues en particulier. Il apparaît que les Algues marines rouges et brunes fournissent des extraits alcooliques de pigments capables d'une frès forte absorption. Les bandes secondaires de la chlorophylle sont plus importantes que chez les plantes terrestres. L'assimilation chez les Cyanophycées est particulière, puisque ces Algues possèdent un « pigment assimilateur qui leur permet d'effectuer la photosynthèse dans l'infra-rouge, à la limite de la vision, au voisinage des longueurs d'onde  $\lambda$  720, entre  $\lambda$  710 et  $\lambda$  730 ».

Sous le nom d'adaptation chromatique, ENGELMANN et GAIDUKOV ont désigné le phénomène qui consiste pour une Algue à prendre la couleur complémentaire des rayons qu'elle reçoit. Ainsi la couleur rouge des Floridées correspondrait aux radiations vertes qui sont prépondérantes à partir d'une certaine profondeur. Certaines expériences de GAIDUKOV sur les Oscillaires ont montré que ces Algues peuvent modifier leur coloration suivant la nature de la lumière incidente; d'autre part les Cyanophycées récoltées en profondeur sont souvent colorées en rouge. Pour les Floridées qui, vivant superficiellement, prennent une teinte verte, il s'agit de tout autre chose, car leur coloration est due à la destruction de la phycoérythrine laissant apparaître la chlorophylle qu'elle masque habituellement.

## POUVOIR DE SYNTHÈSE DES ALGUES.

On reconnaît chez les Algues, comme chez les autres Végétaux, la faculté d'élaborer des composés plus ou moins complexes à partir d'éléments plus simples. Grâce au phénomène chlorophyllien cette synthèse peut s'effectuer à partir du gaz carbonique de l'air en l'absence de carbone organique (organismes autotrophes). Le terme ultime de la synthèse consiste dans l'élaboration de nouveau protoplasme et de nouvelle substance nucléaire qui viennent s'ajouter aux quantités de ces substances qui existaient auparavant : c'est le phénomène connu sous le nom d'assimilation. Les voies suivant lesquelles se produit l'assimilation ne sont pas véritablement connues, mais nous pouvons concevoir que diverses substances rencontrées dans les tissus et qui ne font pas partie intégrante de la substance vivante représentent des étapes dans la série des réactions très complexes qui aboutissent à la synthèse du cytoplasme. On appelle ces substances qui s'accumulent parfois dans les tissus à certaines périodes du développement et qui sont consommées et disparaissent à d'autres moments, des produits du métabolisme.

L'étude des divers groupes d'Algues nous a montré combien ces produits variaient suivant les types envisagés, au point que certains d'entre eux peuvent être utilisés comme des caractères de première importance en systématique.

Les produits du métabolisme qui correspondent à des corps figurés de la cellule, comme les diverses sortes d'amidon, le paramylon, la leucosine, les corps gras, le fucosane etc... sont plus particulièrement énumérés à propos de la cytologie (voir p. 378). A côté d'eux se rencontrent diverses substances présentes à l'état dissous dans le suc cellulaire, comme les sucres, les glucosides, les composés phénoliques.

Nous avons signalé à propos des Laminaires l'existence de *mannite* (mannitol), alcool polyatomique et de *laminarine*, polysaccharide à grosse molécule ; à propos des Floridées nous avons mentionné la présence d'un galactoside chez le *Rhodymenia palmata*. Ces corps sont très abondants à certaines périodes de l'année dans les Algues en question, mais ils manquent plus ou moins complètement à d'autres moments de l'année et ces variations semblent indiquer un rôle important dans le métabolisme.

D'après RICARD (1930) les *Laminaria flexicaulis* sont totalement dépourvus de laminarine pendant l'hiver et le printemps. Ce corps apparaît brusquement pendant les mois d'été et peut atteindre 42 % du poids sec au mois d'août. Chez le *L. saccharina* la concentration dans les tissus peut même atteindre, en septembre, la moitié du poids sec.

Le principe sucré du *Rhodymenia palmata* (galactoside) montre aussi des variations importantes au cours de l'année (COLIN et GUÉGEN, 1930). Peu abondant pendant les mois d'hiver, le galactoside commence à s'accumuler dans les tissus dès le mois de mai et il atteint son maximum d'abondance pendant la saison chaude. Les Algues étaient plus riches en 1928

(année plus chaude, plus insolée) qu'en 1927 et les Algues du Croisic (côte sud de Bretagne) sont plus riches que celles d'Ambleteuse (mer du Nord). Il semble donc que la richesse en principe sucré soit en relation directe avec l'assimilation chlorophyllienne.

### III. — Respiration, Oxydations.

Les phénomènes respiratoires ne sont pas aussi bien connus chez les Algues que chez les autres végétaux. Il est probable d'ailleurs qu'ils ne présentent pas, la plupart du temps, des caractères très spéciaux. Les échanges respiratoires sont plus ou moins actifs suivant la nature des espèces, et suivant leur état ou le moment de la récolte. Les Algues à thalle épais et consistant, comme les Fucus et les Laminaires, ont des besoins en oxygène plus réduit, que les Algues à thalle mince et très perméable.

Les plantes aquatiques présentent, comme l'on sait, très fréquemment des cavités remplies d'air qui créent une sorte d'atmosphère intérieure et facilitent les échanges gazeux des cellules. Il existe aussi des cavités remplies d'air chez quelques Algues, Fucacées et Laminaires, mais des parties importantes du thalle sont souvent compactes et la pénétration de l'oxygène est sans doute difficile dans la partie centrale des thalles de Laminaires par exemple. L'imbibition par les membranes joue cependant un rôle important et elle peut transmettre à la fois des liquides et l'oxygène dissous. Il est possible aussi que les besoins en oxygène soient limités dans des cas semblables.

Chez des Algues qui vivent fréquemment dans les eaux pauvres en oxygène, comme les Nitelles, on a mis en évidence la propriété que présentent ces Algues de vivre longtemps en anaérobies, même à l'obscurité. On sait aussi que chez beaucoup de Végétaux verts, il peut s'établir une sorte d'équilibre entre l'assimilation chlorophyllienne et la respiration. Cependant la vitesse de croissance de certaines Algues (*Chorda filum*, *Himantalia lorea*, etc.) montre qu'il existe des cas assez nombreux où les échanges de matières sont importants et rapides.

Le mécanisme respiratoire a souvent été comparé aux oxydations qui se produisent aux dépens de diverses substances par les oxydases. Le type des oxydases est la laccase découverte par G. BERTRAND dans le latex de l'arbre à laque. La fixation d'oxygène sous l'influence des oxydases se manifeste surtout en présence de corps phénoliques variés qui, par oxydation, donnent naissance à un produit coloré. C'est ainsi que le pyrogallol, oxydé, donne de la purpurogalline et que la solution alcoolique de résine de gaïac s'oxyde en produisant une belle coloration bleue. •

Certaines oxydases peuvent être encore mises en évidence par leur action sur l'iodure de potassium. Une solution d'iodure étant placée à l'obscurité, en présence d'empois d'amidon légèrement acidifié, ne se modifie pas rapidement ; si l'on ajoute au contraire un suc végétal contenant

une oxydase, l'empois d'amidon bleuit au bout de quelques minutes, par suite de la mise en liberté d'iode. En raison de cette propriété de décomposer le KI, on a donné le nom d'*ioduroxydases* aux diastases oxydantes qui entrent en jeu dans une expérience de ce genre.

Les oxydases d'iodures sont assez répandues chez les Algues, principalement chez les Floridées, où elles ont été mises en évidence notamment par GERTZ (1925-1926). Ces oxydases d'ailleurs agissent également sur la teinture de résine de gaïac et sur la benzidine, de sorte qu'elles n'ont, en réalité, rien de particulièrement spécifique vis-à-vis des iodures alcalins. Dernièrement (1929) KYLIN a confirmé les résultats obtenus par GERTZ au sujet des Floridées. D'après cet auteur les Algues rouges les plus riches en oxydases sont les *Furcellaria fastigiata*, *Delesseria sanguinea*, plusieurs *Polysiphonia*, les *Rhodomela*, l'*Odonthalia dentata*. Parmi les Cyanophycées, le *Calothrix scopulorum* est riche en oxydases d'iodures. Nous avons également pu constater l'existence d'oxydases agissant sur les iodures chez diverses Floridées (1931), alors que d'autres espèces se comportent négativement.

L'existence de diastases oxydantes chez les Algues n'est nullement générale; il est difficile par conséquent de leur attribuer un rôle d'ensemble dans les phénomènes respiratoires. A vrai dire nous ignorons à peu près complètement comment les oxydases des Algues interviennent dans le métabolisme.

A la respiration se rattache sans doute un phénomène dont certaines Algues à iodures sont le siège et qui présente une intensité particulière chez les Laminaires. Nous avons déjà indiqué (p. 262 et suivantes) dans quelles conditions l'*iodovolatilisation* pouvait être observée chez les *Laminaria* et chez diverses Fucacées et Floridées. L'*iodovolatilisation* consiste dans une émission d'iode libre par les Laminaires et diverses autres Algues dont les cellules superficielles ont la propriété de décomposer les iodures qu'elles renferment de façon à dégager de l'iode. On le constate en versant de l'empois d'amidon préparé à l'eau de mer, sur une fronde de *L. flexicaulis* vivante; il apparaît presque aussitôt une forte coloration bleue. Cette faculté de décomposer les iodures se manifeste plus nettement encore si des iodures étrangers sont apportés au contact des thalles vivants; c'est ainsi que de l'empois d'amidon ioduré se colore encore plus fortement que l'empois d'amidon non ioduré. La propriété offerte par les Laminaires de décomposer leurs propres iodures, ou les iodures qui leur sont fournis de l'extérieur a été mis en évidence en 1928 (P. DANGEARD).

Le lieu d'apparition de l'iode libre dans l'*iodovolatilisation* est représenté par la membrane des cellules superficielles; ces dernières constituent ce que nous avons appelé l'*assise iodogène*. Seules les cellules iodogènes vivantes émettent de l'iode. L'*iodovolatilisation* est liée absolument comme nous l'avons montré à la vie des cellules; mais son mécanisme paraît bien être d'ordre diastasique, une oxydase ayant été mise en évidence au niveau de la membrane par KYLIN (1930), observation que nous avons pu confir-

mer (1931). Il est probable que les oxydases ne peuvent subsister et se renouveler qu'en présence des cellules vivantes.

Il est difficile d'envisager actuellement ce que représente l'iodovolatilisation dans le métabolisme des Algues. Il s'agit d'un phénomène naturel, ce n'est pas douteux, mais il faut tenir compte des variations possibles suivant les régions ; en effet, d'après KYLIN (1929-1931), l'iodovolatilisation n'existerait pas sur les côtes de Suède, où les Laminaires posséderaient seulement la propriété de décomposer les iodures.

Il est donc possible que l'iodovolatilisation ne se produise pas réellement dans certaines régions où les phénomènes de marée sont peu importants ; il est assez bien prouvé en effet que l'émersion des Algues joue un rôle dans la manifestation d'une iodogenèse et l'eau de mer qui s'écoule d'une Laminiaire au sortir de l'eau, contient de l'iode libre en quantité très appréciable (P. DANGEARD, 1931). Cependant le phénomène peut avoir lieu en l'absence d'émersion, puisqu'on le constate dans l'eau, sur des Laminaires immergées, ainsi qu'il résulte de nos expériences les plus récentes (1931) sur les côtes françaises. L'iodovolatilisation peut donc avoir lieu, d'après nous, dans les conditions normales de la vie, ce qui s'oppose à l'opinion soutenue par KYLIN à diverses reprises et encore récemment (1931) chez les Algues des côtes suédoises.

#### IV. — La sensibilité.

Les Végétaux ont passé longtemps pour dépourvus de sensibilité. Ce qui est vrai, c'est que leur sensibilité est souvent purement locale, ou très lente dans ses manifestations, comparée à celle des Animaux pourvus d'un système nerveux, et qu'elle ne donne pas lieu évidemment à des « sensations » véritables, mais comme tous les Êtres vivants, les Végétaux possèdent au moins le degré inférieur de la sensibilité qui est l'irritabilité protoplasmique et leurs cellules réagissent plus ou moins nettement aux causes d'excitation qui agissent sur elles.

Chez les Végétaux supérieurs les actions extérieures se traduisent, d'une manière générale, non plus à l'échelle cellulaire, mais pour l'ensemble de la plante, par des mouvements de courbure désignés sous le nom de *tropismes*. On réserve au contraire le nom de *tactismes* aux mouvements provoqués des cellules mobiles (spores ciliées ou flagellées, gamètes).

Les Algues sont certainement soumises à certains tropismes, au cours de leur croissance, mais ceux-ci sont mal connus ; d'ailleurs les tropismes des Algues sont probablement limités à certaines espèces et ils ne peuvent pas être mis en évidence dans la plupart des cas, surtout dans les conditions naturelles, mais le jour où des cultures seront plus répandues, on s'apercevra sans doute que le phototropisme et même le géotropisme peuvent se manifester assez fréquemment.

Les changements d'orientation qui s'observent sur les rameaux d'*Anti-*

*thamnion cruciatum* sous l'influence de la lumière et qui ont été décrits par BERTHOLD semblent bien correspondre à des faits de phototropisme compliqués d'une influence de la lumière sur la ramification et la production des rhizoïdes.

Le seul fait de phototropisme vrai que nous connaissions chez les Algues correspond à une observation que nous avons faite chez le *Bryopsis plumosa* à Roscoff. On sait que cette Siphonale possède des rameaux disposés très régulièrement comme les barbes d'une plume, le long d'un axe principal. Cette Algue, ayant séjourné près d'une fenêtre éclairée, dans une capsule remplie d'eau de mer, nous avons pu constater nettement au bout de quelques jours une courbure des pinnules vers la direction de la lumière. Il est probable que des observations de ce genre, peu répandues à ce qu'il semble chez les Algues, pourraient être multipliées (1).

La polarité déterminée par la direction de la lumière chez les œufs de *Fucus* est un cas assez différent des tropismes. ROSENVINGE (1889) a montré, comme l'on sait, que les oosphères fécondées de *Fucus*, exposées à un éclairage unilatéral, germaient de telle sorte que les rhizoïdes apparaissaient au point opposé à la direction du rayon lumineux. L'œuf fécondé n'est d'ailleurs sensible à la radiation qu'après un certain nombre d'heures comptées à partir de la fécondation. Il est probable que la polarité induite sous l'influence de la lumière est un phénomène assez général non seulement pour les plantules, mais pour les thalles adultes qui développent des rhizoïdes.

Les tropismes de contact sont exceptionnels chez les Algues. Les seuls exemples remarquables de ce genre d'action nous sont offerts par des Floridées, telles que le *Calliblepharis jubata* et surtout l'*Asparagopsis hamifera*. Cette dernière espèce présente des rameaux particuliers recourbés en hameçon à leur extrémité (fig. 369). Or, dans les stations naturelles cette Algue se rencontre fixée à de grandes Algues très rameuses, telles que les *Cystoseira*, auxquelles elle s'accroche par ses rameaux spéciaux. Ces rameaux enserrent les brins de *Cystoseira* à la façon exacte d'une vrille et l'adhérence est telle qu'il est souvent impossible de séparer l'Algue épiphyte de son support sans briser l'une ou l'autre. Les rameaux en hameçons qui ne rencontrent pas de support s'enroulent légèrement sur eux-mêmes ; un contact n'est donc pas nécessaire, mais, là où il y a enroulement sur un support, le lien est si serré qu'il ne peut s'expliquer autrement que par une action de contact. L'expérimentation directe n'a pas donné de résultats décisifs (CHEMIN, 1927)), mais l'expérience réalisée dans la nature est, sans aucun doute, suffisamment démonstrative d'un tropisme de contact.

Les tactismes sont naturellement très répandus chez les Algues, soit parmi les formes inférieures flagellées, soit dans les zoospores. On a signalé quelques cas de géotactisme négatif : des *Chlamydomonas* et des Euglènes que l'on

1. Nous avons actuellement en culture une espèce de *Vaucheria* dont les filaments dressés manifestent nettement un phototropisme négatif.

recouvre de sable montrent un mouvement ascendant et, sur la roue de Knight, elles se dirigent vers le centre de rotation. Cependant les tactismes les plus connus sont dûs à la lumière. Les Euglènes, les Chlamydomonadiées, les *Volvox*, les zoospores d'*Ulva* et de beaucoup d'autres espèces sont influencés par la lumière. Les anthérozoïdes eux-mêmes peuvent se com-

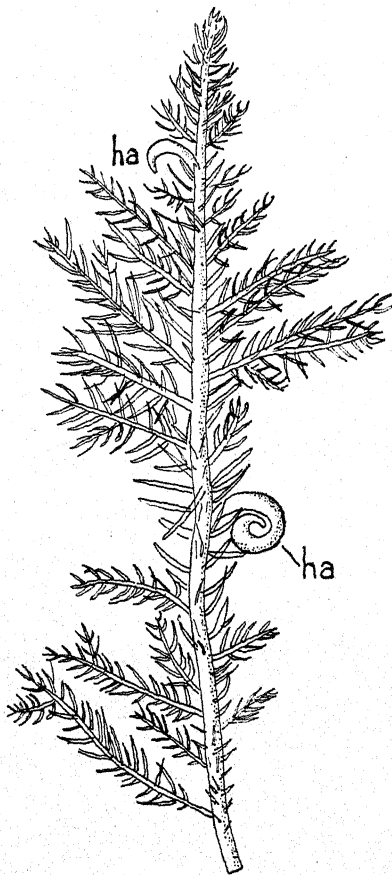


FIG. 369. — *Asparagopsis hamifera* Hariot ; Original : (ha) ramule en hameçon,  $\times 3,6$ .

porter comme des zoospores (anthérozoïdes de *Fucus*, THURET, 1851). L'accumulation des zoospores du côté le plus éclairé d'un vase de culture est un fait bien connu et remarquable de phototactisme positif. Le phototactisme n'est lui-même qu'un cas particulier de ce qu'on appelle la sensibilité différentielle. Nous avons signalé (p. 153) le changement de sens du phototactisme chez les planozygotes d'*Ulva*, *Monostroma* et *Enteromorpha*.

Dans la lumière totale ce sont des rayons particuliers qui possèdent l'influence directrice sur les organismes motiles. Placés devant un spectre, les organismes se fixent sur la paroi des cuves de culture en face de certaines radiations bien déterminées. Pour les Euglènes, P. A. DANGEARD (1928) obtient une fixation en face des radiations correspondantes aux régions du spectre absorbées par la chlorophylle et la xanthophylle. Avec les Oscillaires on obtient un groupement dans l'orangé, le rouge et l'infra-rouge. Là aussi, c'est par l'intermédiaire des radiations absorbées que se fait la régulation des mouvements.

Il n'y a pas sans doute que les pigments portés par les plastes qui jouent un rôle dans la perception lumineuse. On a considéré assez souvent le *stigma* ou tache rouge des zoospores et des flagelles comme un organe de perception pour la lumière. Il semble y avoir toujours phototactisme, là où il existe un stigma, mais la réciproque n'est pas vraie et certaines zoospores comme celles des *Botrydiopsis* (fig. 107) sont positivement phototactiques, bien qu'elles soient dépourvues de stigma. Chez les *Volvox* les stigmas des différents individus de la colonie sont tous orientés vers le pôle antérieur et ils sont d'autant

plus gros que les cellules sont plus près de ce pôle antérieur ; ces dispositions ne peuvent pas être fortuites et elles expriment évidemment que les stigmas ont un rôle vis-à-vis de la lumière et du phototactisme.

Les stigmas ne sont pas d'ailleurs des organes aussi simples qu'on le croit souvent et MAST (1928) y décrit une lentille capable de concentrer les rayons lumineux. WAGER (1909) a montré l'existence, chez *Euglena viridis*, d'un renflement de la base du flagellum situé juste en face du stigma. Ce dernier absorbe justement les rayons bleus les plus actifs dans l'héliotactisme et il peut transmettre une impulsion au renflement flagellaire. On peut se demander comment agissent par contre les stigmas qui sont placés à la partie postérieure des zoospores, comme il arrive parfois (zoospores de *Bryopsis*, d'*Enteromorpha*, certains *Chlamydomonas*) (fig. 370).

Chez des Flagellés très différenciés comme certains Péridiniens (*Pou-*

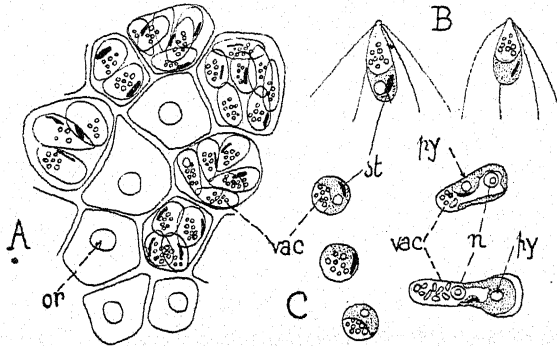


FIG. 370. — *Enteromorpha compressa* : A. Zoosporanges mûrs dont certains ont libéré leurs zoospores : (or) orifice de sortie. — B. Zoospores libres. — C. Zoospores fixées et germination : (vac) vacuome ; (st) stigma ; (n) noyau ; (pyr) pyrénoïde. Original,  $\times 1.130$ .

*chelia*, *Erythrospira*) (fig. 65) se rencontrent des organes plus perfectionnés disposés pour la réception lumineuse et qu'on appelle des *ocelles*. Ces ocelles comprennent une tache pigmentaire de couleur noire, surmontée d'une sorte de lentille. Ces dispositifs curieux et remarquables caractérisent plutôt la série animale dont les Péridiniens sont en somme très proches voisins.

Les tactismes ne sont pas limités chez les Algues aux organismes flagellés ; c'est ainsi que les Oscillaires montrent un phototactisme positif et que le *Porphyridium cruentum* donne naissance à des cellules mobiles dépourvues d'organes particuliers de locomotion et dirigées par la lumière (P. DANGEARD, 1930).

À l'intérieur des cellules entourées d'une membrane, l'influence de la lumière ne peut se traduire que par le déplacement des corps figurés du protoplasme. SAUVAGEAU (1918) a montré chez les plantules de *Laminaria* (fig. 371) que les plastes bruns se déplaçaient sous l'influence d'une forte intensité lumineuse et venaient se placer de profil le long des parois latérales

et parallèles à la direction des rayons lumineux. Ils demeurent au contraire de face contre les parois perpendiculaires aux rayons, lorsque l'intensité est plus faible.

Un exemple plus connu du même phénomène est le déplacement des chloroplastes chez les *Mougeotia* : les cellules de ces Conjuguées contiennent un plaste volumineux, en forme de plaque rectangulaire, qui peut se déplacer dans la cellule par un mouvement de rotation, de façon à se présenter de profil vis-à-vis de rayons lumineux très intenses.

D'une façon générale le protoplasme des Algues peut manifester des mouvements plus ou moins apparents. Nous avons déjà parlé du mouvement protoplasmique particulièrement visible des *Nitella* et des *Chara*, où la masse vivante presque entière d'une cellule est entraînée dans une rotation assez rapide. Un phénomène du même ordre s'observe chez les grandes espèces de *Closterium* et les Diatomées marines du genre *Rhizosolenia* sont

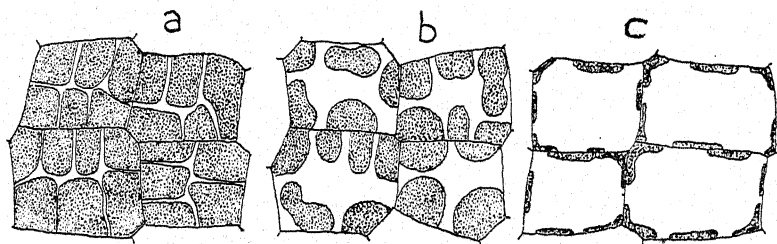


FIG. 371. — Disposition des chromatophores dans les cellules d'une plantule monostromatique de *Saccorhiza bulbosa* : a. Après séjour à l'obscurité ; b. Après quelques instants à la lumière ; c. Après 20 minutes à la lumière, d'après C. SAUVAGEAU (1918).

également très remarquables par les déplacements très apparents de leurs plastides et de leurs granulations protoplasmiques (P. DANGEARD, 1930). Les *Spirogyra* montrent un mouvement plus modéré de leurs *granula* et de leurs cytosomes, tandis que les *Vaucheria*, et sans doute beaucoup d'autres Siphonées, permettent de constater le déplacement des chloroplastes et des noyaux dans la couche pariétale du protoplasme.

Dans le domaine de la sensibilité et de l'irritabilité protoplasmique il existe un ensemble de faits connus depuis très peu de temps (P. DANGEARD, 1931) et qui sont en rapport avec la propriété d'iodovolatilisation présentée par les Laminaires. Il a été démontré qu'une action extérieure minime, telle qu'un choc ou un frottement sur le thalle d'un *Laminaria flexicaulis* pouvait déclancher, à la façon d'un réflexe, une émission d'iode libre. Lorsqu'on dépose sur les frondes d'une de ces Laminaires une mince couche d'empois d'amidon, il est facile de constater un dégagement d'iode sous l'influence d'un contact même léger. D'après ce que l'on sait du mécanisme même de l'iodovolatilisation, les cellules iodogènes (cellules superficielles du thalle) apparaissent douées d'une sensibilité extrême, qui se

traduit, dans certaines conditions, par une production d'iode libre au niveau de leur membrane extérieure. Les cellules iodogènes se présentent, à ce qu'il semble, dans une sorte d'état d'équilibre instable, puisqu'il suffit d'une action relativement faible, pour mettre en mouvement la production d'iode libre constatée au moyen de l'empois d'amidon.

## BIBLIOGRAPHIE

## PHYSIOLOGIE.

- ALLISON (F. E.) et MORRIS (H. J.). — Nitrogen fixation by blue green algae (*Science*, 71, p. 221-223, 1930).
- BOSE (Sir J. Ch.). — Le mécanisme nerveux des plantes (Gauthier-Villars, éd. Paris, 1931).
- BROOKS (S. C.). — New determinations of permeability (*Proceed. of the Nation. Acad. of Sc.*, vol. 2, p. 569, 1916).
- BROOKS (M. M.). — Studies on the permeability of living cells., VII (*Protoplasma*, 1, p. 305-312, 1926).
- *Ibid.*, XI. The penetration of thionine into *Valonia* (*Univers. of Calif. Publ. Zool.*, 33, p. 287-290, 1930).
- Penetration of Methylene Blue into living cells (*Nature*, 125, p. 599, 1930).
- CARDOT (H.) et LEFÈVRE (M.). — Sur la fonction photogénique de certains Péridiniens (*Bull. Soc. Linn. de Lyon*, an. 8, n° 7, 1929).
- COLLANDER (R.). — Permeabilitätsstudien an « *Chara ceratophylla* » I. Die normale Zusammensetzung des Zellsaftes (*Acta bot. fenn.*, VI, p. 1-20, 1 fig., 1930).
- DANGEARD (P.-A.). — Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne (*Le Botaniste*, XIV, 1921-1926). Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne et les questions qui s'y rattachent (*Le Botaniste*, XIX, p. 1-400, 1927).
- DAVIS (P. A.). — Irreversible injury. CO<sup>2</sup> production from cells of « *Nitella flexilis* » (*Bot. Gaz.*, 87, p. 660-664, 1929).
- EMERSON (R.). — Chlorophyll-content and rate of photosynthesis (*Proc. Nat. Ac. Sc. U. S. A.*, XV, p. 281-284, 1929).
- EHRKE (G.). — Die Einwirkung der Temperatur und des Lichtes auf die Atmung und Assimilation der Meeresalgen (*Planta*, 9, p. 631-638, 1929).
- FONTAINE (M.). — De l'action des fortes pressions sur la respiration des Algues (*C. R. Ac. Sc.*, 189, p. 647, 1929).
- FROMAGEOT (C.). — L'assimilation chez les cellules vertes et la structure du protoplasma (*C. R. Ac. Sc.*, 177, p. 892, 1923).
- GAIDUKOV (N.). — Zur Frage nach der komplementären chromatischen Adaptation (*Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, 41, p. 356-361, 1923).
- Die komplementäre chromatische Adaptation bei *Porphyra* und *Phormidium* (*Ebenda*, 24, 1926).
- GENEVOIS (L.). — Recherches sur la respiration des Enteromorphes (*Bull. de la St. biol. d'Arcachon*, XXV, p. 137-153, 1928).

- HARDER (R.). — Beiträge zur Kenntnis des Gaswechsels der Meeresalgen (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, 56, 1915).
- Ueber die Bedeutung von Lichtintensität und Wellenlänge für die Assimilation farbiger Algen (*Zeitschr. f. Bot.*, 15, p. 305-355, 4 fig., 1923).
- HOFFMANN (C.). — Die Atmung der Meeresalgen und ihre Beziehung zum Salzgehalt (*Jahrb. f. Wissensch. Bot.*, 71, p. 244-268, 1929).
- HOPKINS (E. F.). — Iron-ion concentration in relation to growth and other biological processes (*Bot. Gaz.*, 89, p. 209-240, 9 fig., 1930).
- IRWIN (M.). — The accumulation of dye in *Nitella* (*Journ. Gener. Physiol.*, 8, p. 147-182, 1925).
- KNIEP (H.). — Ueber Assimilation und Atmung der Meeresalgen (*Intern. Rev. d. gesam. Hydrob. u. Hydrog.*, VII, 1915-1916).
- LUBIMENKO (V.). — Sur l'adaptation chromatique chez les algues marines (*C. R. Ac. Sc.*, 181, p. 730-732. Paris, 1925).
- LWOFF (A.). — Recherches biochimiques sur la nutrition des Protozoaires. Le pouvoir de synthèse (*Thèse Paris*, 1932).
- LWOFF (A. et M.). — Le pouvoir de synthèse de « *Chlamydomonas aglaeiformis* » et d'« *Haematococcus pluvialis* » en culture pure à l'obscurité (*C. R. Soc. Biol.*, CII, p. 569, 1929).
- LWOFF (A.) et DUSI (H.). — Le pouvoir de synthèse d'« *Euglena gracilis* » cultivé à l'obscurité (*C. R. Soc. Biol.*, CII, p. 567, 1929).
- MATRUCHOT et MOLLIARD (M.). — Variations de structure d'une algue verte sous l'influence du milieu nutritif (*Rev. génér. de Botan.*, 14, 1902).
- MONTFORT (C.). — Studien zur vergleichenden Physiologie der Assimilation. I und II (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, 71, p. 52-148, 1929).
- MOORE (B.), WHITLEY (E.) and WEBSTER (T. A.). — Studies of Photosynthesis in Marine Algae (*Proceed. and Trans. Liverpool Biolog. Soc.*, 28, p. 38, 1923).
- OBERDORFER (Erich). — Lichtverhältnisse und Algenbesiedlung im Bodensee (*Zeitschr. f. Botan.*, 20, p. 465-568, 1928).
- OSTERHOUT (W. J. V.). — The permeability of living cells to salts in pure and balanced solutions (*Science, N. S.*, XXIV, p. 187, 1911).
- Some fundamental problems of cellular Physiology (New Haven, Yale University, Press, 1927).
- PANTANELLI (E.). — Ueber den Stoffwechsel bei der Atmung der Meeresalgen (*Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, 32, 1914).
- PASCHER (A.). — Ueber das regionale Auftreten roter Organismen (*Bot. Arch.*, 3, p. 311-314, 1923).
- PEARSALL (W. H.) and EWING (J.). — The diffusion of ions from living plant tissues in relation to protein iso-proteic points (*New Phytol.*, 23, 1924).
- SCARTH (G. W.). — The penetration of cations into living protoplasm (*Amer. Journ. Bot.*, 12, pp. 113-148, 3 fig., 1925).
- TOPALI (C.). — Recherches de physiologie sur les Algues (*Bull. Soc. bot. Genève*, 2<sup>e</sup> S., XV, p. 58-92, 1924).
- WURMSER (R.). — Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne. Paris, 1921.
- ZIMMERMANN (W.). — Ueber Algenbestände aus der Tiefenzone des Bodensees (*Zeitschr. f. Bot.*, 20, p. 1-35, 1928).

## CHIMIE.

- BACHRACH (E.). — Quelques observations sur la biologie des Diatomées (*C. R. Soc. Biol.*, XCVII, p. 689-690, 1927).
- BACHRACH (E.) et LEFÈVRE (M.). — Disparition de la carapace siliceuse chez les Diatomées (*C. R. Soc. Biol.*, 98, p. 1510-1511, 1928).
- Contribution à l'étude du rôle de la silice chez les êtres vivants. Observations sur la biologie des Diatomées (*Journ. de Physiol. et de Pathol. génér.*, t. XXVII, n° 2, p. 241-249, 2 pl., 1929).
- BERTRAND (G.) et ROSENBLATT (M<sup>me</sup> M.). — Le potassium et le sodium dans les Algues marines (*C. R. Ac. Sc.*, t. 187, p. 266, 1928).
- COLIN (H.) et GUÉGEN (E.). — Le sucre des Floridées (*C. R. Ac. Sc.*, t. 190, n° 10, 1930).
- Variations de la teneur en sucre chez les Floridées (*Ibid.*, p. 884, 1930).
- La constitution du principe sucré de *Rhodymenia palmata* (*C. R. Ac. Sc.*, t. 191, p. 163, 1930).
- COLIN (H.) et RICARD (E.). — Glucides et dérivés glucidiques des Algues brunes (*C. R. Ac. Sc.*, 190, p. 1514, 1930).
- CORNEC (E.). — Etude spectroscopique des cendres de plantes marines (*C. R. Ac. Sc. Paris*, 1919).
- DANGEARD (Pierre). — Sur quelques Algues iodifères nouvelles (*C. R. Ac. Sc.*, t. 189, p. 862, 1929).
- GÉNAUD (P.) et GENEVOIS (L.). — Sur la constitution minérale de quelques Chlorophycées marines (*Bull. St. Biol. Arcachon*, 27, pp. 19-28, 1930).
- GERTZ (O.). — Ueber die Iodidoxydasen der Algen (*Bot. Notiser*, p. 185-199, Lund, 1925).
- Ueber die Oxydasen der Algen (*Biochem. Zeitschr.*, 169, p. 435-448, 1926).
- HAAS (P.) et HILL (T. C.). — An examination of the metabolic Products of certain Fucoids. I. Sugar (*Biochem. Journ.*, 23, 1929). II. Mannitol and Mannitan (*Ibid.*, p. 1005).
- On Carrageen (*Chondrus crispus*) (*Biochem. Journ.*, 23, p. 425-429, 1929).
- KYLIN (H.). — Zur Biochemie d. Meeresalgen (*Zeitschr. f. Physiol. Chemie.* Bd. 83, H. 3, 1913 et Bd. 94, 1915).
- Ueber die Karotinoiden Farbstoffe der Algen (*Zeitschr. f. Physiol. Chemie.*, 166, 39, 1927).
- Einige Bemerkungen über Phykoerythrin und Phykocyan (*Zeitschr. f. Phys. Chem.*, 197, H. 1-4, 1931).
- Ueber das Vorkommen von Apfelsäure bei einer Braunalge (*Ibid.*, H. 1-4, 1931).
- LAPICQUE (L.). — Variation saisonnière dans la composition chimique des Algues marines (*C. R. Ac. Sc.*, 169, p. 1426, 1919).
- LUBIMENKO (V.). — Sur la quantité de chlorophylle chez les Algues marines (*C. R. Ac. Sc.*, 179, p. 1073, 1924).
- MOLISCH (H.). — Microchemie der Pflanzen, 2 Aufl. Iena, 1921.
- RICARD (P.). — Les constituants glucidiques des Algues brunes (*Ann. Inst. Océan.*, VIII, p. 101-184, 1930).
- RIVIÈRE (J.). — Note sur la constitution chimique du *Fucus platycarpus* Thur. (*Bull. Soc. Sc. Nat. Maroc*, IV, 1-2, p. 46-48, 1924).

- SAUVAGEAU (C.). — Réflexions sur les analyses chimiques d'Algues marines (*Rev. Génér. des Sc.*, 1918).
- SAUVAGEAU (C.) et DENIGES (G.). — Sur le sucre des Algues floridées (*C. R. Ac. Sc.*, 190, p. 958-959, 1930).
- SEGER-LAUREYS (A.). — Contribution à l'étude de quelques Algues officinales (*Ann. et Bull. Soc. Roy. Sc. méd. et nat.*, Bruxelles, 1912).
- SUNDQUIST (L.). — Some enzymatic action of *Nereocystis Lutkeana* (*Publ. Puget Sound Biol. St.*, pp. 331-336, 1924).
- TANNER (H.). — La protéolyse par les Algues et le polymorphisme du *Tetradron minimum* (*Bull. Soc. bot. Genève*, 2<sup>e</sup> S., XV, p. 115, 1924).
- WURDACK (M. E.). — Chemical composition of the walls of certain Algae (*Ohio Jour. Sci.*, 23, pp. 161-191, 1923).

## TROPISMES ET TACTISMES. MOUVEMENT.

- CHEMIN (E.). — Recherches expérimentales sur l'enroulement des vrilles chez quelques Algues marines (*C. R. Soc. Biol.*, 97, p. 1387, 1927).
- Les mouvements amiboïdes des spores chez quelques Floridées (*C. R. Soc. Biol.*, t. 97, p. 1677, Paris, 1927).
  - Les mouvements amiboïdes des spores de *Bonnemaisonia* (*Amer. Journ. of Physio.*, 90, 1929).
- DANGEARD (P.-A.). — Phototactisme, assimilation, phénomènes de croissance (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, p. 315, 1910).
- Le déterminisme des mouvements chez les organismes inférieurs (*Ann. de Protistol.*, I, p. 3-10, 1928).
- DANGEARD (Pierre). — Sur la mobilité de certaines cellules du *Porphyridium cruentum* Naeg. (*C. R. Ac. Sc.*, 190, p. 819, 1930).
- DEFLANDRE (G.). — Observations sur les mouvements propres de quelques Protistes (*Ann. de Protistol.*, II, 1929).
- HILLE RIS LAMBERT (H.). — The influence of temperature on protoplasmic streaming of Characeae (*Proc. Koningl. Acad. v. Weetensch. Amsterdam*, 28, n° 3, p. 340-364).
- KNIEP (H.). — Beiträge zur Keimungs-Physiologie und Biologie von Fucus. (*Jahrb. f. Wissensch. Bot.*, 44, 1907).
- LAPICQUE (L.) et LIACRE DE SAINT-FIRMIN. — Sur l'irritabilité des chromatophores des Spirogyres (*C. R. Soc. Biol.*, 88, p. 669-671, 1923).
- LUND (E. J.). — Electrical control of organic polarity in the egg of « Fucus » (*Bot. Gaz.*, 76, p. 288-301, 1923).
- MAINX (F.). — Untersuchungen über den Einfluss von Aussenfactoren auf die phototaktische Stimmung (*Arch. f. Protistenk.*, 68, p. 105-176, 1929).
- MAST (S. O.). — Structure and Function of the Eye-Spot in unicellular and colonial organisms (*Arch. f. Protistenkund.*, 60, p. 197, 1928).
- METZNER (P.). — Bewegungstudien an Peridineen (*Zeitschr. f. Bot.*, XXII, p. 225-265, 12 fig., 1929).
- NIENBURG (W.). — Die polarisation der Fucus-Eier durch das Licht (*Wiss. Meeresunters.*, Bd. 15, n° 7, Abt. Helgoland, 1923).
- PASCHER (A.). — Über Porenapparate und Bewegung bei einer neuen Bangiale

- (*Chrootheca mobilis*) (*Arch. f. Protistenk.*, 73, p. 490, 21 fig., taf. 17-18, 1931).
- ROSENVINGE (L. K.). — Influence des agents extérieurs sur l'organisation polaire et dorsiventrale des plantes (*Rev. gén. de Bot.*, 1, p. 53, 1889).
- On mobility in the reproductive cells of the Rhodophyceae (*Bot. Tidskr.*, 40, p. 1-10, 5 fig., 1927).
- WAGER (H.). — Perception of light in plants (*Ann. of Bot.*, XXIII, p. 459-489, 1909).
- WINKLER (H.). — Über den Einfluss äusserer Faktoren auf die Teilung der Eier von *Cystosira barbata* (*Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, Bd. 18, 1900).
- IODE, IODOVOLATILISATION, IODUQUES et BROMUQUES.
- CHEMIN (E.). — Sur l'état de l'iode chez quelques Floridées (*Rev. génér. de Bot.*, XL, 1928).
- Quelques précisions sur l'état de l'iode chez *Falkenbergia Doubletii* (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 75, p. 540, 1928).
- DANGEARD (Pierre). — Sur le dégagement d'iode libre chez les algues marines (*C. R. Ac. Sc.*, 186, p. 892, 1928).
- Action favorisante de l'iodure de potassium sur l'iodovolatilisation (*C. R. Ac. Sc.*, 187, p. 1156, 1928).
- L'iodovolatilisation chez les Algues marines et les problèmes de l'iode (*Le Botaniste*, XXI, p. 129-226, 3 pl., 1929).
- Sur quelques Algues iodifères nouvelles (*C. R. Ac. Sc.*, t. 189, p. 862, 1929).
- Nouvelles recherches sur les échanges d'iode des Algues marines (*Le Botaniste*, XXIII, p. 196-276, 1931).
- Quelques résultats expérimentaux sur l'iodovolatilisation (*Le Botaniste*, XXIV, p. 175-185, 1932).
- FREUNDLER (P.). — Introduction à l'étude des complexes biologiques (Paris, Paul Belin, 1928).
- GOLENKIN (M.). — Algologische Notizen (*Bull. de la soc. impér. des natur. de Moscou*, n. sér. 8, 1894).
- KYLIN (H.). — L'iode chez les Floridées (*Arch. f. Botan.*, H. 5, 1915).
- Ueber die Blasenellen der Florideen (*Botan. Notiser*, Lund. 1927).
- Ueber *Falkenbergia Hillebrandii* und ihre Beziehung zur Abspaltung von Iod. (*Ibid.*, p. 233-254. Lund, 1928).
- Ueber das Vorkommen von Iodiden, Bromiden und Iodidoxydasen bei den Meeresalgen (*Hoppe-Seyl. Zeitschr. f. Phys. Chem.*, Bd. 186, p. 50-84, 1929).
- Ueber die iodidsplattende Fähigkeit der Phäophyceen (*Ibid.*, 191, p. 200, 1930).
- Ueber die iodidsplattende Fähigkeit von *Laminaria digitata* (*Ibid.*, 203, p. 58-65, 1931).
- LAMI (R.). — Libération de l'iode des ioduques de « *Bonnemaisonia asparagoides* » sous l'action des rayons ultra-violetts (*C. R. Ac. Sc.*, t. 191, p. 863, 1930).
- MANGENOT (G.). — Sur la localisation des iodures dans les cellules des Algues (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 75, p. 519-540, 1928).

MOLISCH (H.). — Microchemie der Pflanzen, 2<sup>e</sup> éd. (Iena, 1921).

OLLIVIER (G.). — Sur les bromuques de diverses Cérarniacées (*C. R. Ac. Sc.*, t. 186, p. 1232-1234. Paris, 1928).

SAUVAGEAU (C.). — Sur quelques Algues Floridées renfermant de l'iode à l'état libre (*Bull. St. Biol. Arcachon*, t. 22, p. 3-43. Bordeaux, 1925).

— Sur quelques Algues Floridées renfermant du brome à l'état libre (*Bull. St. Biol. Arcachon*, 23, p. 3-21, 1926).

— Sur le *Fucus lutarius* et sur l'iode libre de certaines Algues (*Ibid.*, t. 24, 1927).

— Un dernier mot sur les ioduques et les bromuques (*Ibid.*, t. 25, 1928).

SCHUSSNIG (Br.). — Ueber die Entwicklung und die Funktion der « Blasen-  
zellen » bei den Florideen (*Arch. f. Protistenk.*, 58, p. 201-219, pl. 1 et 2,  
1927).

---

## CHAPITRE XXI

# SEXUALITÉ

### Alternance des Générations.

#### 1. Déterminisme du sexe.

La sexualité revêt chez les Algues des aspects très variés dont nous avons vu les différents exemples au cours des chapitres précédents. Il n'est peut-être pas inutile d'examiner de plus près quelques-unes des questions les plus générales qui se rattachent à la sexualité des Algues.

Il serait intéressant d'avoir des données sur la véritable nature de la différenciation sexuelle et nous pouvons à ce sujet nous demander si les caractères sexuels s'expriment toujours morphologiquement ou physiologiquement, s'ils sont déterminés d'une manière immuable par des gènes, c'est-à-dire par des particules responsables des caractères se transmettant par l'hérédité, ou s'ils peuvent être acquis ou modifiés par les conditions de milieu. Dans le premier cas il s'agit d'une détermination *génotypique* du sexe, dans le second cas d'une détermination *phénotypique*.

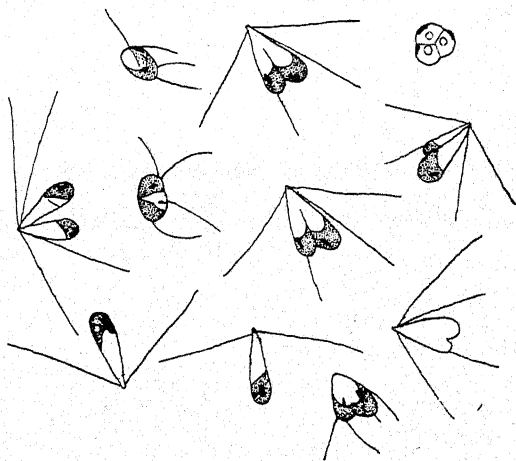


FIG. 372. — *Enteromorpha compressa*. Gamètes et copulations diverses (hétérogamie plus ou moins accentuée); en haut, à droite, une zygote triplonide à trois stigmas (on remarque la fusion incomplète). Original,  $\times 1.130$ .

La morphologie des gamètes a conduit au classement de l'isogamie, de l'hétérogamie et de l'oogamie (voir p. 19). Les exemples d'isogamie parfaite sont assez rares et l'on peut supposer qu'une analyse plus délicate permettrait assez souvent de relever une différence légère, même morpho-

logique, entre les gamètes isogames. Il existe en tous cas, semble-t-il, une anisogamie, sinon exprimée dans les caractères extérieurs, du moins réelle tout de même, sinon les gamètes d'espèces isogames devraient être capables de se féconder entre eux indistinctement suivant toutes les combinaisons possibles. Or ce n'est pas cela qu'on observe lorsqu'on tente l'expérience.

L'*Ulva lactuca* a des gamètes isogames : examinons par exemple ce qui se passe dans les combinaisons de gamètes provenant de 21 plantes différentes de cet *Ulva*, que nous désignons par un numéro d'ordre de 1 à 21. On constate (B. FÖRN, 1929), par l'essai des copulations possibles entre ces gamètes, qu'ils doivent être classés, ainsi que les plantes qui les produisent, en deux catégories, comprenant d'un côté les individus 4, 6, 9, 10, 11, 15, 16, 19, 21, de l'autre les individus 1, 2, 3, 5, 7, 8, 12, 13, 14, 17, 18, 20. Les deux groupes de plantes correspondent à des sexes différents, mais, puisqu'il n'y a aucune raison pour désigner les unes comme mâles, les autres comme femelles, on affecte l'un des groupes du signe + et l'autre du signe —, suivant ainsi l'exemple donné par BLAKESLEE pour les Mucorinées.

Un tableau, analogue à une table de Pythagore peut être dressé qui exprime sous une forme commode les combinaisons possibles entre gamètes et leur résultat (tabl. 1).

	1	2	3	4	6	9
1	—	—	—	+	+	+
2	—	—	—	+	+	+
3	—	—	—	+	+	+
4	+	+	+	—	—	—
6	+	+	+	—	—	—
9	+	+	+	—	—	—

Tab. 1.

Le tableau 1 rend compte des possibilités de fécondation entre les plantes 1, 2, 3, appartenant à l'un des sexes et les plantes 4, 6, 9, appartenant au sexe opposé. Le signe — dans les cases du tableau, indique l'absence de copulation, tandis que le signe + correspond à la formation d'une zygote.

Au moyen de cultures, il est possible de s'assurer si le sexe des individus soumis à l'expérience se conserve ou non dans les générations successives. Supposons que le sexe d'une plante mâle par exemple se conserve indéfini-

ment dans les générations successives obtenues asexuellement à partir de cette unique plante. On dira que le sexe est déterminé *génotypiquement* et qu'il ne dépend pas des conditions extérieures. Dans le cas contraire il serait déterminé *phénotypiquement*.

Les expériences de SCHREIBER (1925) sur le *Pandorina morum* peuvent être citées comme une illustration de ce fait.

L'auteur, après avoir isolé un grand nombre de colonies de cette Volvocale établit des cultures à partir de chacune d'entre elles. Il obtient ainsi plusieurs collections d'individus dérivant à l'origine d'une seule colonie : chacune d'elle représente un *clone*. Or les individus d'un même clone peuvent devenir sexués, mais jamais leur réunion n'aboutit à former des zygotes : chaque clone renferme donc des colonies d'un seul sexe. Au contraire, des zygotes se forment si l'on met en présence des individus sexués appartenant à deux clones différents convenablement choisis.

L'apparition de colonies sexuées dans chacun des clones dépend de certaines conditions extérieures réalisées dans la composition des milieux de culture, mais l'expérience montre que le sexe de chaque clone est déterminé d'une manière immuable, ce qui semble indiquer une différenciation sexuelle génotypique.

La détermination du sexe est une conséquence directe de la réduction chromatique comme SCHREIBER (1925) a pu l'établir chez une autre Volvocale, le *Gonium pectorale*. Dans cet exemple (fig. 373; *a, b, c, d, e*) la zygote en germant produit une colonie de 4 cellules formées à la suite des divisions réductrices. Or deux d'entre ces cellules ont le caractère ♂, les deux autres ont le caractère ♀, comme on le constate en cultivant les colonies de 16 cellules en provenance de chacune d'elles. SCHULTZE (1927) observe de même chez le *Chlorogonium euchlorum* que, des 4 zoospores résultant de la germination de la zygote, 2 sont ♂ et 2 sont ♀.

Il est rare que l'on ait pu suivre ainsi la destinée des germes au nombre de 4 dérivant d'une réduction chromatique, mais on a pu obtenir le développement d'un assez grand nombre de tétraspoires et constater que les plantes sexuées qui en dérivent se partagent à peu près également entre les deux sexes comme l'indique la théorie. Nous faisons allusion ici aux expériences de culture de HORT pour les *Dictyota* et de LEWISS pour les Floridées (*Griffithsia*) (Voir p. 276 et p. 330).

Chez les Laminaires (*Saccorhiza*), SAUVAGEAU (1916) a montré que les zoospores d'un même sporange étaient les unes ♂, les autres ♀, autrement dit qu'elles produisaient les unes des gamétophytes ♂, les autres des gamétophytes ♀. Il est probable qu'elles se partagent par moitié entre les deux sexes.

La détermination du sexe chez les Diatomées peut aussi être liée aux divisions réductrices (GEITLER, 1929). Comme ces dernières précèdent immédiatement la différenciation des gamètes et qu'il y a souvent hétérogamie, nous sommes renseignés sur la nature sexuelle des produits de la méiose. Le plus souvent les noyaux provenant de la première division hété-

rotypique ont déjà leur sexe déterminé (cas du *Nitzschia subtilis*). Parfois aussi, comme chez l'*Anomoeoneis sculpta*, c'est la seconde division qui sépare les qualités sexuelles. En effet, la première division donne deux noyaux dont l'un dégénère presque aussitôt, tandis que l'autre seul se divise normalement et donne des produits viables, lesquels sont de sexes diffé-

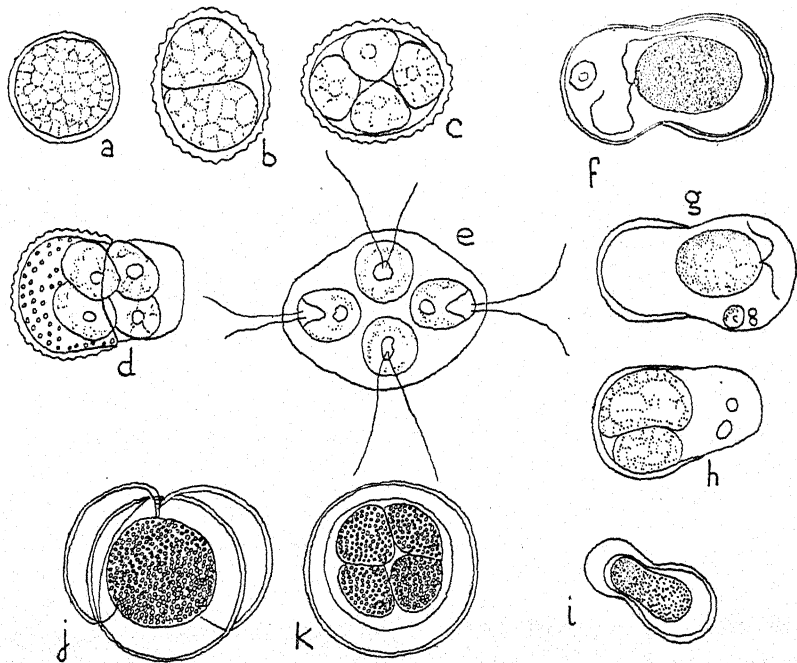


FIG. 373. — Germination de la zygote chez les Volvocinées : a., b., c., d., e. *Gonium pectorale*, d'après SCHREIBER (1925) ; les divisions de la zygote aboutissent à la formation d'une colonie tétracellulaire. — f., g., h. *Eudorina*, d'après OTROKOFF et SCHREIBER ; une seule zoospore est formée, les autres cellules dégèrent. — i. *Pandorina morum*. Germination de la zygote donnant une seule zoospore (non encore libérée). — j. *Volvox aureus*, germination de l'œuf. — k. Le germe unique s'est divisé en quatre d'après PASCHER (1927).

rents. Les noyaux sexuels sont donc des noyaux-fils provenant de la seconde division de maturation.

La détermination phénotypique du sexe se rencontre probablement chez le *Rhoicosphenia curvata* et le *Cocconeis placentula* où la cellule-mère ne produit qu'un seul gamète. Le sexe devait donc être déterminé avant la méiose. Il en est de même chez les *Surirella*.

## 2. Sexualité relative.

La sexualité de l'*Ectocarpus siliculosus*, et sans doute de quelques autres Algues, se distingue par des caractères spéciaux qui lui ont fait donné le nom

de « sexualité relative ». Ce sont les recherches d'HARTMANN (1925) poursuivies à Naples qui ont introduit en Algologie cette nouvelle conception de la sexualité.

HARTMANN est arrivé tout d'abord à la conclusion que les sexes étaient strictement séparés chez les *Ectocarpus siliculosus* observés à Naples : il n'y a donc jamais de copulation entre des gamètes provenant d'un même individu. HARTMANN est amené à ranger les individus et les gamètes qu'ils produisent, en deux classes, caractérisées par ce fait qu'il y a toujours attraction sexuelle et formation de zygotes, lorsque des gamètes d'une classe sont mélangés avec ceux de la classe opposée. Les uns, parmi ces gamètes sont mâles, les autres sont femelles. Jusque-là, il n'y a rien que de normal, mais, d'après HARTMANN, il peut également se produire des copulations entre gamètes appartenant à la même série : par exemple un gamète mâle plus lent que les autres peut être fécondé par un gamète mâle plus actif et il en est de même dans l'autre catégorie, celle des gamètes femelles. La sexualité n'est donc pas absolue dans ce cas, mais relative.

	3	23	28	30
3	—	+	—	+
23	+	—	+	—
28	—	+	—	+
30	+	—	+	—

Tab. 2.

	3	23	28	30
3	—	+	—	+
23	+	—	+	+
28	—	+	—	+
30	+	+	+	—

Tab. 3

On peut se demander comment la valeur sexuelle d'un gamète peut être déterminée. Pour cela on essaie successivement la réaction des gamètes dont on recherche le sexe en les croisant entre eux. Soit 4 lots de gamètes provenant de pieds différents et dont il s'agit de connaître le sexe. Appelons ces lots n° 3, n° 23, n° 28 et n° 30. Tous les essais de copulation et leurs résultats peuvent être disposés suivant une table à double entrée (tab. 2 et 3), où les combinaisons qui sont négatives au point de vue de la copulation sont indiquées par le signe — et celles qui conduisent à la formation d'une zygote sont marquées du signe +.

Les gamètes des individus 23 et 30 se fixent après une courte période de vie libre et sont fécondés respectivement par les gamètes des individus 3 et 28. Les premiers sont donc femelles et les seconds sont mâles.

Dans le cas d'une séparation stricte entre les gamètes mâles et les gamètes femelles (tab. 2) les copulations se produisent seulement dans les croisements (3-23)(23-28)(28-30) (3-30) et réciproquement. S'il existe au contraire

une sexualité relative, nous aurons le cas représenté dans le tableau 3, où des copulations ont donné un résultat positif entre gamètes de même sexe 23 et 30 : c'est ce qu'indique le chiffre + imprimé en caractères gras.

La sexualité relative existerait également d'après JOLLOS (1926) chez les *Dasycladus* et la copulation pourrait avoir lieu chez cette Algue entre des gamètes de même sexe, mais d'origine différente. JOLLOS admet qu'il existe, parmi les gamètes, des différences marquées de réaction sexuelle. Certains gamètes, aussi bien les mâles que les femelles, réagissent fortement ; d'autres n'ont qu'une faible activité. La copulation est possible entre gamètes du même sexe, mais d'énergie sexuelle différente. Il résulte aussi de

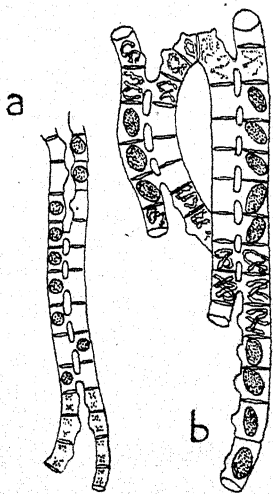


FIG. 374. — Conjugaison chez un *Zygnema* (a) et chez un *Spirogyra* (b) d'après VAUCHER (1803).

certaines expériences de JOLLOS que la valeur sexuelle d'un gamète peut être modifiée par les conditions extérieures. Le milieu où des gamètes de l'un des sexes ont séjourné se montre capable, après filtration, de modifier l'activité sexuelle d'autres gamètes que l'on y transporte. Des expériences de ce genre devront être reprises, avant que l'on puisse savoir de quelle nature est le facteur qui joue un rôle activant vis-à-vis des gamètes. Il s'agit probablement de substances excrétées jouant un rôle chimiotactique.

Chez les Conjuguées (*Zygnema*) (fig. 375) il n'est pas rare d'observer entre certains filaments une « copulation croisée », c'est-à-dire que chaque filament se comporte dans une partie de sa longueur comme mâle, dans une autre partie comme femelle. Les zygotes, au lieu d'être toutes situées du même côté, s'observent dans les deux filaments à des niveaux différents. Ceci avait été déjà fort bien ob-

servé par VAUCHER (1803) (fig. 374). D'après HARTMANN, ces faits trouveraient leur explication dans la « sexualité relative » : les cellules d'un même filament posséderaient des activités sexuelles différentes et le sens de la fécondation hétérogame pourrait se trouver renversé lorsqu'une cellule mâle « faible » se trouverait en face d'une cellule femelle « forte ».

Notons cependant que cette interprétation de la sexualité relative n'est pas admise par CZURDA (1934). Il est possible en effet qu'un même filament de *Zygnema* possède les deux sexes, ou soit sexuellement indéterminé. C'est même ce qui arrive sans doute lorsqu'il y a copulation latérale. Dans ce cas il n'y a pas détermination sexuelle génotypique et le sexe apparaît probablement à la suite d'une des divisions végétatives qui ont précédé la formation des cellules sexuelles.

Chez d'autres *Spirogyra* possédant la copulation scalariforme, il y a possi-

bilité au contraire d'une sexualité déterminée génotypiquement. Seule la culture de ces espèces dioïques permettra de s'assurer du fait.

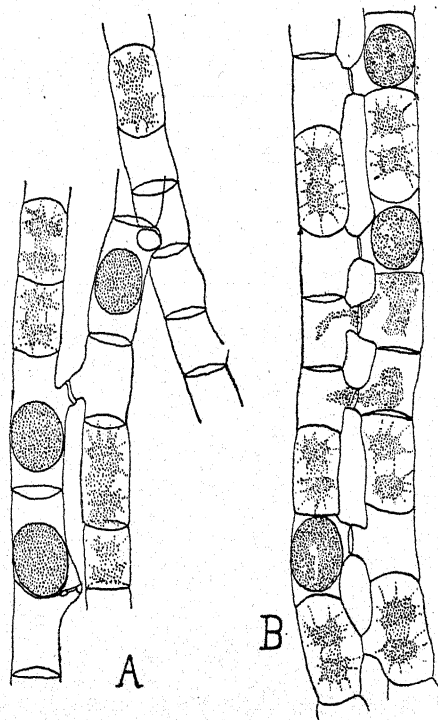


FIG. 375. — *Zygnema chalybeospermum* : A. filament jouant à la fois le rôle de mâle et de femelle. — B. Copulation « croisée » chez la même espèce, d'après KNIEP (1928).

### 3. Hybridation.

L'hybridation n'est pas sans doute un phénomène très fréquent chez les Algues. Les observations sur ce sujet sont cependant assez anciennes, puisqu'elles remontent aux premières recherches précises sur la sexualité et la fécondation des Fucacées. THURET (1855) a montré en effet que l'on pouvait féconder les oosphères du *Fucus vesiculosus* par les anthérozoïdes du *F. serratus* et obtenir des germinations qui se développent très bien. Quelques débuts de développement ont pu être obtenus après croisement des *Fucus* et de l'*Ascophyllum nodosum*. Plus tard, WILLIAMS a pu féconder le *Fucus vesiculosus* femelle par l'*Ascophyllum nodosum* mâle. La fécondation du *Fucus serratus* femelle par le *F. vesiculosus* mâle, que THURET n'avait pas constatée, pourrait aussi se produire d'une façon limitée d'après KNIEP (1925), de même le croisement n'est pas impossible entre le *F. platycarpus* et le *F. vesiculosus*.

Les autres exemples d'hybrides connus chez les Algues, en dehors du groupe des Fucacées, appartiennent aux Conjuguées (*Spirogyra*) (fig. 376) et aux Volvocales (*Chlamydomonas*). YENDO a décrit une Laminiaire probablement hybride, qu'il appelle l'*Hirome undarioides*.

PASCHER (1918) dit avoir obtenu des hétérozygotes en fécondant le *Chara ceratophylla* ♀ par le *Ch. foetida* ♂. On connaît d'autre part une forme du *Chara crinita* diploïde et parthénogénétique qui paraît être un hybride naturel entre le *Ch. crinita* ♀ et une espèce inconnue ♂ (Ernst).

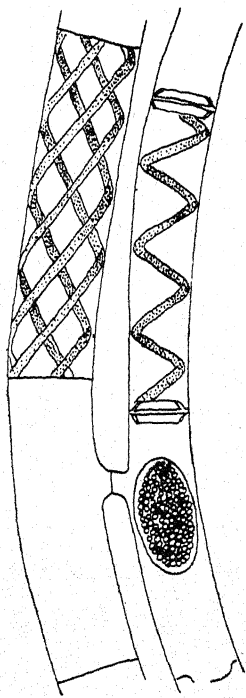


FIG. 376.—Hybride de *Spirogyra majuscula* avec *Sp. calospora*, d'après WOLLE (1887), tiré de KNIEF (1928).

On doit à PASCHER (1915) d'intéressantes recherches sur la fécondation croisée obtenue expérimentalement entre deux espèces voisines de *Chlamydomonas*. Les hétérozygotes obtenues diffèrent par les caractères de leur membrane des homozygotes résultant des fécondations légitimes. Les individus provenant de la germination des hétérozygotes ont pu être répartis en plusieurs catégories ; les uns ne diffèrent pas des parents, les autres présentent des caractères intermédiaires. Les *Chlamydomonas* étant des êtres haploïdes et la réduction chromatique ayant lieu dès la germination de l'œuf, on doit s'attendre à observer la disjonction des caractères mélangés dans l'œuf, pour les individus obtenus à partir des hétérozygotes. Si l'on considère un couple de caractères isolément, on doit avoir une répartition telle, après la réduction chromatique, qu'une moitié des individus possède l'un des caractères, l'autre moitié étant pourvue de l'autre caractère opposé au premier.

Chez les Végétaux supérieurs, qui sont diploïdes, la réduction chromatique précède la formation des gamètes et la preuve directe qu'il existe plusieurs sortes de ces gamètes n'est pas facile à donner : plus tard seulement, sur les

produits de la fécondation obtenue avec ces gamètes, il apparaît que ces derniers étaient dissemblables et qu'ils pouvaient être répartis en deux catégories de même nombre, par rapport à un couple de caractères. L'avantage des organismes haploïdes comme les *Chlamydomonas*, au point de vue de la vérification des règles mendéliennes, c'est qu'il devrait être possible d'y constater directement la ségrégation des caractères au moment du retour à la phase haploïde. Les résultats obtenus chez les *Chlamydomonas*, bien qu'un peu compliqués, semblent montrer la réalité d'une séparation des déterminants morphologiques, mélangés un moment dans les hétérozygotes. Le plus souvent cette séparation se produit dans un sens différent

pour chaque couple de caractères et les individus nés des hétérozygotes sont mixtes ; parfois aussi les 4 haplontes obtenus appartiennent par moitié aux deux parents. On sait d'ailleurs que les lois de MENDEL ne sont véritablement nettes que dans les croisements entre variétés différant entre elles par un petit nombre de caractères.

#### 4. Parthénogénèse.

La parthénogénèse est très fréquente chez les Algues et nous en avons rencontré de nombreux exemples dans l'étude des différents groupes. C'est surtout lorsque les gamètes sont peu différenciés qu'ils sont susceptibles de se développer sans fécondation (*Ulothrix*, *Chlamydomonas*, *Spirogyra*, *Ectocarpus*). Les différences étant peu marquées entre les deux sexes, la parthénogénèse mâle est souvent possible ; ainsi, dans un *Spirogyra*, si l'on fait agir une solution de sucre à 6 % sur deux filaments dont les gamètes sont en voie de formation, chaque gamète s'arrondit, s'entoure d'une membrane et se transforme en une spore (parthénospore) comparable à l'œuf qui aurait pris naissance dans les conditions normales par fusion des deux gamètes. Les parthénospores d'après leur mode de formation correspondent par conséquent à des œufs parthénogénétiques et leur germination a lieu comme pour les zygotes normales. Les conditions susceptibles de provoquer la parthénogénèse ont été étudiées par KLEBS (1896) dans des recherches classiques.

La parthénogénèse est connue également chez les Algues à reproduction oogame (*Vaucheria*, *Fucus*, *Chara*), mais il s'agit alors uniquement du développement du gamète femelle sans fécondation. Par exemple chez les *Fucus*, OVERTON (1913) a pu obtenir les premiers cloisonnements de l'œuf par l'action de divers acides en dilution dans l'eau de mer.

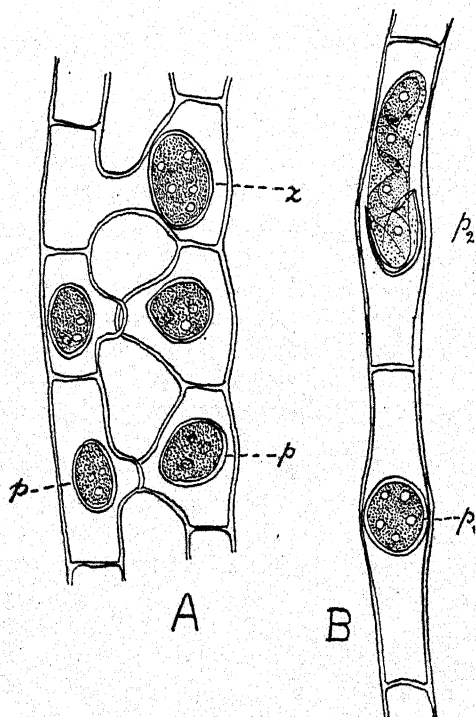


FIG. 377. — A. *Spirogyra varians*. — B. *Spirogyra mirabilis* : (p) parthénospores ; (z) zygote ; ( $p_1$ ) parthénospore ou spore asexuelle ; ( $p_2$ ) la même germant, d'après KLEBS (1896).

Des groupes entiers de Phéophycées, comme les Cutlériacées et les Tiloptéridées, se distinguent par la fréquence de la parthénogénèse. Cette parthénogénèse naturelle paraît dépendre au premier chef de la distribution géographique et elle est en relation avec la rareté ou l'absence de pieds mâles en certaines stations. On peut donc la comparer à la parthénogénèse géographique signalée dans plusieurs groupes zoologiques. Le *Cutleria multifida* de Naples est représenté à la fois par des pieds mâles et par des pieds femelles : la fécondation a lieu normalement. A Cherbourg au contraire THURET (1850) avait observé le développement des oosphères en plantules sans fécondation, ce qui fut confirmé par CHURCH (1898) et par SAUVAGEAU (1908). Le développement parthénogénétique des oosphères du *Cutleria* redonne un *Cutleria* (THURET, SAUVAGEAU), mais aussi parfois un *Aglaozonía*, lequel doit être par conséquent haploïde.

Les Tiloptéridées offrent une régression beaucoup plus complète de la sexualité. Chez l'*Haplospora globosa*, des « monospores » à un seul noyau représentent vraisemblablement des œufs parthénogénétiques et il semble bien que toute trace de gamétange mâle a disparu. Les *Tilopteris* par contre présentent encore des sporanges pluriloculaires assimilables sans doute à des gamétanges non fonctionnels.

La fécondation elle-même n'a pas été constatée chez les Laminariales, mais les anthéridies sont bien formées et sans doute fonctionnelles. Chez les *Arthrocladia* au contraire on observe des prothalles dont les organes mâles et les organes femelles ont perdu leur sexualité (SAUVAGEAU, 1931). Les *Ectocarpus* sont remarquables, comme nous l'avons vu précédemment, par les phénomènes assez compliqués de leur sexualité. L'exemple de l'*E. siliculosus* est le plus connu : à première vue on pouvait croire que cette espèce était douée, suivant les stations, d'une reproduction par des œufs ou par des gamètes parthénogénétiques. Cependant, d'après Miss KNIGHT (1929), il n'en est pas ainsi, car les sporanges pluriloculaires, sur les *E. siliculosus* des côtes anglaises, ne sont pas des gamétanges, mais de simples zoosporanges et ce sont les « zoïdes » des sporanges uniloculaires qui correspondent à des gamètes, tandis que l'inverse a lieu à Naples. Les résultats enregistrés sont dus par conséquent à l'existence de deux races distinctes de l'*E. siliculosus*.

La parthénogénèse existe cependant chez l'*E. siliculosus* : les observations de SAUVAGEAU à Guéthary et de KUCKUCK à Helgoland ont montré en effet qu'une petite proportion des gamètes de sporanges pluriloculaires pouvaient copuler entre eux. La grande majorité des « zoïdes », de cette sorte qui se développent directement doivent donc être qualifiés de parthénogénétiques. BERTHOLD d'ailleurs à Naples avait déjà constaté que les gamètes femelles et même plus rarement les gamètes mâles pouvaient germer directement sans fécondation.

L'alternance des générations peut être modifiée par suite de la parthénogénèse comme nous l'avons vu plus haut chez les *Cutleria*. Le plus souvent la cytologie des formes parthénogénétiques n'est pas connue et l'on doit

supposer que la parthénogénèse est associée à l'absence de méiose dans le cycle évolutif. C'est le cas sans doute pour l'unique Floridée chez laquelle la parthénogénèse paraît être certaine: le *Platoma Bairdii* étudié par KUCKUCK (1912). Cette Floridée possède cependant des tétrasporanges, mais la réduction chromatique n'y a sans doute pas lieu.

La plupart du temps la parthénogénèse des Algues a les caractères d'une parthénogénèse haploïde, c'est-à-dire qu'elle correspond au développement de gamètes haploïdes. Cependant, chez le *Chara crinita*, l'œuf non fécondé se développe avec le nombre diploïde de chromosomes et la méiose fait défaut au moment de la germination de l'œuf. D'après ERNST, la forme parthénogénétique du *Ch. crinita* serait, non l'espèce pure, mais un hybride. La parthénogénèse diploïde se rencontre encore chez le *Cocconeis placentula* var. *lineata* (GETTLER, 1927). Chez cette Diatomée, les cellules-mères des auxospores subissent deux divisions qui ne sont réductrices qu'en apparence (pseudo-réduction): elles conservent donc  $2n$  chromosomes et chacune d'entre elles se transforme directement en une auxospore. Il est difficile au contraire de considérer les *Ectocarpus* et les *Pylaiella* diploïdes des côtes anglaises comme des exemples de parthénogénèse diploïde, car leurs sporanges pluriloculaires sont plutôt, comme nous l'avons vu, des zoosporanges que des gamétanges parthénogénétiques. On aurait tort de croire qu'un sporange pluriloculaire d'*Ectocarpus* est toujours l'homologue d'un gamétange.

## 5. Alternance des générations.

L'alternance des générations chez les Végétaux est une notion déjà ancienne qui a trouvé sa première expression dans le cycle du développement des Archégoniées (HOFMEISTER, 1851). La vie d'une Fougère par exemple se divise en effet en deux phases distinctes dans le temps et dans l'espace, qui sont la plante feuillée, ou *sporophyte*, produisant des spores et le prothalle, ou *gamétophyte*, qui forme des anthéridies et des oogones. Il y a deux générations, l'une sexuée, l'autre asexuée, qui se succèdent et qui sont engendrées l'une par l'autre.

Cette alternance fondée tout d'abord sur des caractères extérieurs très visibles, a bénéficié plus tard des connaissances précises que l'on a obtenues sur les noyaux et les chromosomes, ce qui a fourni une base solide pour les spéculations. A l'alternance des générations est venue se souder intimement une alternance dans les phases nucléaires, dès l'instant qu'il fut bien établi que la fécondation entraînait le doublement du nombre des chromosomes dans l'œuf et que la réduction chromatique se produisait au moment de la division des sporanges (tétrasporanges) formant les spores asexuées.

L'alternance des générations a révélé son existence à peu près générale chez les Végétaux, avec cette restriction qu'elle est assez souvent obscurcie du fait de la taille réduite et de la vie non indépendante de l'une des phases, comme cela arrive chez les Plantes Supérieures.

Chez les Algues, l'alternance des générations est connue suivant des modes très divers qui n'ont pu être éclaircis bien souvent que grâce aux progrès de la cytologie. Il a fallu préciser en particulier le moment où s'opérait la réduction chromatique.

L'alternance des phases nucléaires est en effet essentielle à connaître tout d'abord. Son existence est en quelque sorte nécessaire chez une Algue qui possède normalement la reproduction sexuée avec formation d'un œuf renfermant  $2n$  chromosomes. Il est toujours possible alors de parler d'une alternance entre une haplophase à  $n$  et une diplophase à  $2n$  chromosomes. Il est plus difficile de se représenter dans tous les cas une alternance entre une phase sexuée et une phase asexuée, entre un gamétophyte et un sporophyte.

Examinons par exemple deux cas qui semblent présenter une certaine analogie entre eux : celui des *Fucus* et celui des *Chara*. Dès plantes sexuées seulement sont connues chez les Fucacées comme chez les Characées et il n'existe aucune trace de la formation de spores asexuées. L'œuf germe en donnant naissance directement à une nouvelle plante sexuée : il n'y a donc pas d'alternance des générations à proprement parler. L'évolution nucléaire montre que la réduction chromatique se place, chez les *Fucus*, au moment des premières divisions des gamétanges, chez les *Chara* au contraire, dès les premiers cloisonnements de l'œuf fécondé. Ces faits établissent, différence essentielle, que le *Fucus* est diploïde, tandis que le *Chara* est haploïde : chez le premier, c'est la phase haploïde qui est réduite à sa plus simple expression, chez le second, c'est la phase diploïde, puisqu'elle se réalise uniquement dans l'œuf.

Les *Cutleria* sont le type d'une alternance dont les deux phases sporophytiques et gamétophytiques sont représentées par des individualités différentes et le plus souvent nettement séparées : l'une est l'« *Aglaozonia* » à  $2n$  chromosomes, figurant le gamétophyte, l'autre le *Cutleria* haploïde figurant le sporophyte. Les *Dictyota* ont un cycle de développement analogue, avec cette différence que le sporophyte et le gamétophyte sont extérieurement semblables, bien que leur garniture chromosomique soit dans un cas  $2n$  et dans l'autre,  $n$  seulement.

Les divers types de l'alternance des générations chez les Algues peuvent être ramenés à trois catégories principales : 1° le type des *Cutleria* et des *Dictyota*, ou alternance antithétique, comprenant deux tronçons séparés d'importance sensiblement égale ; 2° le type des *Chara* avec prédominance de l'haplophase ; 3° le type des *Fucus* avec prédominance de la diplophase. A ces types principaux se rattachent des exemples plus ou moins intermédiaires, tel celui des *Laminaria* dont les gamétophytes sont très réduits, mais représentent cependant une génération distincte. La réduction atteint son maximum chez la *Saccorhiza bulbosa* dont le prothalle femelle peut n'être représenté que par un seul oogone, dérivant sans cloisonnement de la spore germée (fig. 378).

Les noms qui sont employés couramment pour désigner les Algues sui-

vant le mode d'alternance qu'elles présentent sont quelquefois la source

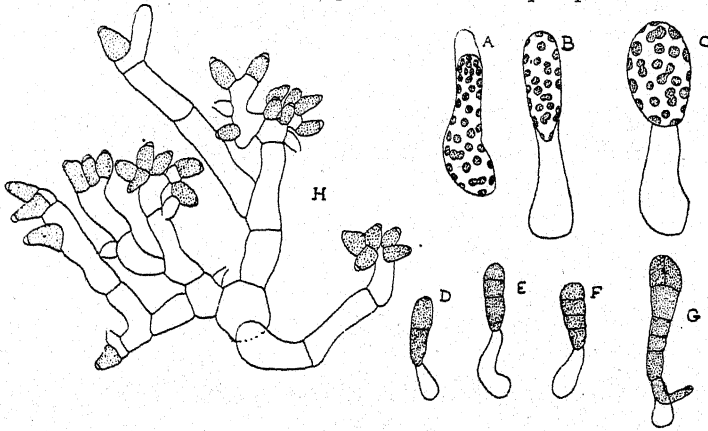


FIG. 378. — *Saccorhiza bulbosa*. — A., B., C. Prothalles femelles réduits à l'embryospore (spore germée) transformée en oogone. En (C) l'oosphère, après déhiscence, adhère au goulot de l'oogone vidé,  $\times 450$ . — D., E., F., G. Plantules très jeunes à divers états,  $\times 190$ . — H. Prothalle mâle portant de nombreuses anthéridies dont quelques-unes sont vides,  $\times 600$ ; d'après SAUVAGEAU (1918).

d'une certaine confusion. Le terme de *diplobionte* a été créé par SVEDELIUS (1915) pour désigner les Floridées ayant, comme le *Polysiphonia violacea*, l'alternance des générations antithétique entre un sporophyte et un gamétophyte. Les *haplobiontes* sont, d'après le même auteur, les Floridées chez lesquelles la réduction chromatique se produit à la germination de l'œuf et qui ont par conséquent un cycle de développement simple avec prédominance de l'haplophase.

Le mot de *diplobionte* est cependant détourné assez souvent de son sens primitif, puisque beaucoup d'algologues désignent ainsi les *Fucus* et les autres Algues qui présentent une diplophase très étendue et chez lesquels la réduction chromatique se place dans les gamétanges. Le type *Fucus* est pourtant très différent du type *Polysiphonia*.

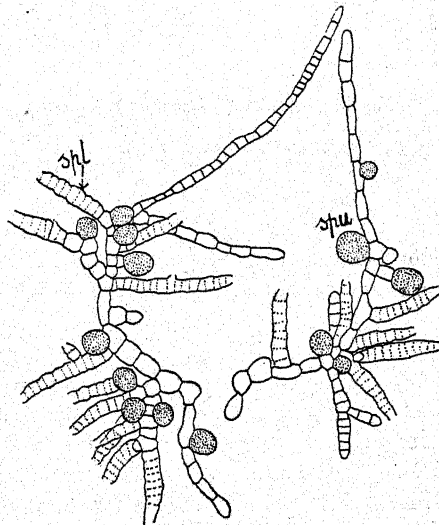


FIG. 379. — *Myriotrichia repens*. Pléthysmothalles porteurs de sporanges de deux sortes : pluriloculaires (spl) et uniloculaires (spu),  $\times 190$ , d'après SAUVAGEAU (1931).

Il est préférable, semble-t-il, de limiter le terme de *diplobionte* aux Algues qui présentent, comme les *Polysiphonia*, les *Dictyota* et les *Cutleria* une alternance antithétique entre un *diplonte* (sporophyte) et un *haplonte* (gamétophyte). Il convient ensuite d'appeler le *Fucus* un *diplonte* et le *Chara* un

*haplonte*. Le mot d'*haplobionte* s'applique, si l'on veut, à ces deux derniers exemples. Le *Fucus* peut être un *haplobionte*, si l'on entend par là que le cycle de développement est simple et ne comporte pas d'alternance entre des phases séparées, seulement le *Fucus* est un *haplobionte* *diploïde*, tandis que le *Chara* est un *haplobionte* *haploïde*.

L'alternance classique des générations ne tient pas compte de certains faits découverts récemment chez les Phéophycées et dont nous avons parlé plus haut (p. 232). Il s'agit de

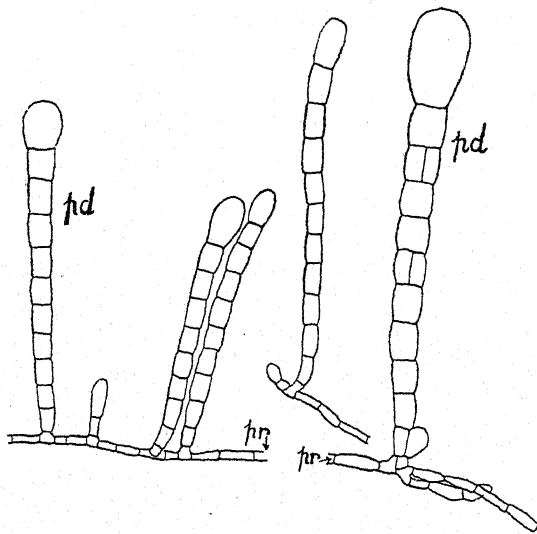


FIG. 380. — *Halopteris filicina*. Jeunes pousses dressées (pd) développées sur des protonémas (pr),  $\times 135$ , d'après SAUVAGEAU (1931).

l'intercalation dans le cycle évolutif, soit de protonémas, soit de pléthysmothalles suivant la terminologie de SAUVAGEAU. L'*Halopteris filicina*, une Sphacélariée, donne un bon exemple du premier cas (fig. 380), tandis que le *Myriotrichia repens* possède des pléthysmothalles porteurs de sporanges de deux sortes (fig. 379).

Nous allons résumer pour les principaux groupes d'Algues les résultats connus en ce qui concerne l'alternance des générations.

#### a. DIATOMÉES

Les Diatomées Pennées sont connues depuis les recherches de KARSTEN et de KLEBAHN, comme étant des diplontes. La réduction chromatique précède immédiatement la différenciation des gamètes, laquelle est suivie, comme l'on sait, de la copulation et de la formation d'une auxospore. Les recherches plus récentes de CHOLNOKY et de GEITLER ont confirmé ce résultat en précisant les détails de la méiose et de la formation des gamètes. Les Pennées sont par conséquent caractérisées par la prédominance de la diplophase et la réduction extrême du stade haploïde représenté seulement par les gamètes.

Les Bacillariées centriques donnent encore lieu à bien des discussions au

sujet de leur cycle évolutif exact. La formation de microspores dans ce groupe est encore assez mal connue. D'après d'anciennes données dues à KARSTEN, les microspores, interprétées comme des gamètes, produisaient des zygotes, dont la germination se faisait avec réduction chromatique : les Diatomées centriques étaient donc des *haplontes*. Cependant il résulte des travaux plus récents de P. SCHMIDT (1923) sur le *Biddulphia sinensis* que la réduction chromatique précède au contraire la formation des microspores, c'est-à-dire des gamètes. Par conséquent, si les conclusions de P. SCHMIDT sont exactes, les D. Centriques sont des *diplontes* comme les D. Pennées.

Les résultats obtenus par P. SCHMIDT, et ceux plus récents encore de HOFKER (1928) chez le *Coscinodiscus biconicus* sont encore très discutés (GEITLER, 1930). D'autre part, une opinion nouvelle vient d'être soutenue au sujet de la reproduction sexuée des Centriques. Elle est due à un savant russe PERSIDSKY (1929) qui prétend avoir observé, chez deux espèces de *Chaetoceros*, les stades caractéristiques de synapsis et de diacinèse avant la formation des auxospores. L'auxosporulation serait précédée d'une copulation de deux noyaux haploïdes, absolument comme chez les Pennées. Quant aux microspores, ce ne seraient pas des gamètes, mais des zoospores asexuées représentant un mode de multiplication surajouté.

Les phénomènes sexuels chez les Diatomées ne sont donc pas encore suffisamment éclaircis, au moins pour les D. Centriques. Si les vues de PERSIDSKY étaient vérifiées, l'évolution nucléaire dans l'ensemble du groupe apparaîtrait beaucoup plus homogène qu'il ne semblait autrefois.

#### b. CHLOROPHYCÉES

Le cycle évolutif des Chlorophycées était considéré, il n'y a pas bien longtemps, comme relativement simple. On supposait qu'elles se comportaient dans l'ensemble comme des *haplobiontes* et que la réduction chromatique se plaçait à la germination de l'œuf. Les exemples des Conjuguées, des Volvocales, des Characées et du genre *Coleochaete* venaient à l'appui de cette hypothèse. Il résulte aujourd'hui des travaux de Miss M. WILLIAMS (1925), de SCHUSSNIG (1927-1929), de HARTMANN et FÖYN (1928-1929) que certaines Chlorophycées sont diploïdes (*Codium*, *Acetabularia*) et que d'autres présentent une alternance antithétique entre un haplonte et un diplonte (*Cladophora*, *Chaetomorpha*, *Ulva*, *Enteromorpha*). Les *Ulothrix* sont au contraire haploïdes (GROSS ILSE, 1930), comme le sont très probablement les *Oedogonium*, les *Hydrodictyon* (MAINX, 1931) et les *Vaucheria*.

Un fait assez curieux c'est que, parmi les *Cladophora* diplobiontes, il existe une espèce, le *Cl. glomerata*, chez lequel la réduction chromatique se produirait dans les gamétanges (H. LIST, 1930), de sorte que ce *Cladophora* serait un diplonte et différerait des autres espèces du même genre par l'absence d'alternance antithétique.

## c. PHÉOPHYCÉES

Les Phéophycées présentent, comme on le sait depuis longtemps, des modes très variés de l'alternance des générations. Les types anciennement connus sont l'alternance des *Cutleria* (FALKENBERG), des *Dictyota* (REINKE, MOTTIER, WILLIAMS, HOYT), des Fucacées (GUIGNARD, STRASBURGER, YAMANOUCHI). Chez les Phéosporées une vue d'ensemble n'a pu être obtenue que depuis les recherches de SAUVAGEAU (Laminariales, Dictyosiphonales, Sporocnales, Arthrocladiales) et les travaux cytologiques de Miss KNIGHT (1923-1929) ont précisé l'évolution des Ectocarpales.

Le cycle de développement comporte le plus souvent l'alternance entre sporophytes et gamétophytes séparés qui peuvent être morphologiquement équivalents (*Dictyota*) ou très différents (*Cutleria*), ou bien chez lesquels le gamétophyte se réduit considérablement et devient minuscule par rapport au sporophyte (Laminariales, *Dictyosiphon*, Sporocnales). Le type des Fucacées est caractérisé enfin par la prédominance de la diplophase et la réduction extrême de l'haplophase. Il n'existe plus alors à proprement parler d'alternance des générations.

Il est encore assez difficile actuellement de classer les diverses Phéosporées par rapport à ces types principaux du cycle évolutif. Les *Ectocarpus* et les *Pylaiella* se rattachent au type *Dictyota* avec une alternance possible, mais non toujours réalisée, entre un sporophyte pourvu de sporanges uniloculaires et un gamétophyte portant des sporanges pluriloculaires. Les Sphacélariées chez lesquelles on a montré une réduction chromatique dans les sporanges uniloculaires ne diffèrent donc pas, à ce point de vue, des *Ectocarpus*.

L'existence fréquente de la parthénogénèse peut entraîner chez les Phéosporées la succession de générations toutes haploïdes ; par exemple, les *Cutleria monoica* peuvent produire des *Aglaozonia* haploïdes, lesquels ont redonné des *Cutleria* après 9 mois de culture (SAUVAGEAU, 1931) ; ou bien la réduction chromatique fait défaut plus ou moins longtemps sur les plantes diploïdes et il peut y avoir une série de générations toutes diploïdes, comme cela se produit chez le *Pylaiella littoralis* et l'*Ectocarpus siliculosus* (Miss KNIGHT, 1923-1929).

En somme les Phéosporées se distinguent par l'absence fréquente de phénomènes sexuels réguliers. Tout porte à croire que nous assistons dans ce groupe à une régression de la sexualité et les recherches les plus récentes de SAUVAGEAU sur les Arthrocladiales confirment cette opinion.

## d. RHODOPHYCÉES

Les Bangiales doivent être mises à part. Ce sont comme nous l'avons vu des haplobiontes dont la phase diploïde est limitée à la zygote. La réduction chromatique se produit dès les premières divisions de l'œuf fécondé.

Les Floridées ont été distinguées par SVEDELIUS (1915) d'après l'alter

nance des générations, en *haplobiontes* et en *diplobiontes*. La réduction chromatique a lieu en effet, chez les premières, dès la germination de l'œuf, tandis qu'elle est retardée chez les secondes jusqu'au moment de la formation des tétraspores. Les Floridées haplobiontes sont les Némationales ; les diplobiontes sont toutes les autres Floridées. Les premières ne possèdent que des individus haploïdes, sexués, ou produisant des monospores ; les secondes présentent deux sortes de plantes, les unes sexuées et haploïdes (gamétophyte), les autres asexuées tétrasporangifères et diploïdes (sporophyte). Il est à noter que la présence d'une deuxième catégorie de spores, les carpospores, conduit à distinguer dans le sporophyte à  $2n$  chromosomes deux tronçons : l'un qui va de l'œuf à la production des carpospores (*carposporophyte*), l'autre qui va de la carospore à la formation des tétraspores (*tétrasperophyte*). Le carposporophyte comprend les filaments gonimoblastiques qui se développent en parasite sur le gamétophyte aux dépens de l'œuf fécondé.

Il y a normalement, chez une Floridée diplobionte, séparation morphologique des plantes sexuées et des plantes tétrasporangifères. Cependant, chez le *Phyllophora Brodiaei*, l'« *Actinococcus* » représente la phase tétrasporangifère qui n'est pas indépendante, mais se développe comme un parasite sur la plante sexuée (ROSENVINGE).

Le type des Floridées haplobiontes doit être considéré comme primitif (SVEDELIUS, 1930) et l'on doit penser que les *diplobiontes* dérivent de ces dernières par suite d'une réduction chromatique retardée jusqu'au moment de la formation des tétraspores. Un cas intermédiaire existe d'ailleurs, c'est celui du *Liagora tetrasporifera* qui est une Némationale formant des tétraspores au lieu et place des carpospores. Bien que la cytologie de ce *Liagora* ne soit pas connue, il paraît probable que la réduction chromatique, au lieu de se faire dès les premières divisions de la zygote, est retardée jusqu'au moment de la production des carpo-tétraspores. Le *Liagora tetrasporifera* est toujours un haplobionte, mais la diplophase y acquiert une certaine étendue par rapport à ce qu'elle est chez les autres Némationales.

Les Floridées diplobiontes représentent un stade plus évolué chez lesquelles la méiose se trouve reportée à la fin de la végétation d'une plante indépendante produisant des tétraspores.

Chez le *Phyllophora Brodiaei* (et l'*Ahnfeltia plicata*), le retour à une condition haplobiontique est dû au remplacement d'un gonimoblaste producteur de carpospores par une némathécie tétrasporangifère. Le *Phyllophora Brodiaei* apparaît comme un haplobionte, né secondairement par régression d'un type *diplobionte*.

Les Floridées nous présentent donc les étapes suivantes probables de l'évolution (SVEDELIUS, 1930) :

1° Type *haplobionte* avec réduction chromatique dès la germination de l'œuf (la plupart des Némationales).

2° Type *haplobionte* avec réduction chromatique dans des carpospores divisées en tétrades (*Liagora tetrasporifera*).

3° Type *diplobionte* avec deux générations alternantes séparées morphologiquement (*Polysiphonia* et la majorité des Floridées).

4° Type *haplobionte* avec suppression des carpospores (*Phyllophora Brodiaei*, *Ahnfeltia plicata*).

## BIBLIOGRAPHIE

- BONNET (J.). — Reproduction sexuée et alternance de générations chez les Algues (*Progressus rei botan.*, V, 1, 1914).
- CZURDA (V.). — Experimentelle Untersuch. üb. die Sexualit. Verhältn. der ZYGNEMALES (*Beih. z. bot. Zentralbl.*, Bd. 47, Abt. 1, 1930).
- GEITLER (L.). — Différenciation, Répartition et Détermination du sexe chez les Diatomées Pennées (*Arch. de Botan.*, t. III, p. 105, 1929).
- Untersuchungen ueber das sexuelle Verhalten von *Tetraspora lubrica* (*Biol. Centralbl.*, 51, p. 173, 1931).
- HAMEL (G.). — L'alternance des générations chez les Algues (*Rev. Algol.*, V, p. 435, 1931).
- HARTMANN (M.). — Untersuchungen über relative Sexualität I. Versuche an *Ectocarpus siliculosus* (*Biol. Centralbl.* 45).
- JANET (Ch.). — L'alternance sporophyto-gamétophytique chez les Algues (Limoges, 1914).
- JOLLOS (V.). — Untersuch. über die Sexualitätsverhältnisse von *Dasycladus clavaeformis*. (*Biol. Centralbl.*, 46, 1926).
- KNIEP (H.). — Über *Fucus-Bastarde* (*Flora, Gæbelfestschr.*, 18-19, p. 331-338, 1925).
- Die Sexualität der niederen Pflanzen (*Iena*, 1928).
- KNIGHT (M.). — Discussion on nuclear phases and alternation in Algae. Phaeophyceae (*Intern. Bot. Congress. Cambridge*, 1930).
- LIST (H.). — Der Phasenwechsel von *Cladophora glomerata* (*Arch. f. Protistenk.*, 72, p. 453, 1930).
- LYLE (L.). — Development forms of marine Algae (*New Phytologist.*, XVIII, 1918).
- PASCHER (A.). — Ueber die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen : *Chlamydomonas* (*Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, 34, Heft 4, p. 228, 1916).
- Ueber die Beziehung der Reduktionsteilung zur Mendelschen Spaltung (*Ibid.*, 36, Heft 3, p. 163, 1918).
- Ueber Gruppenbildung und « Geschlechtswechsel » bei den Gameten einer Chlamydomonadine (*Chlamydomonas paupera*). Studien und Beobachtungen über die geschlechtliche Fortpflanzung und den Generationswechsel der Grünalgen (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, 75, 1931).
- PÉCHOUTRE (F.). — La sexualité hétérogamie des Laminaires et la reproduction chez les algues phéosporées (*Rev. gén. des Sc.*, XXVII, 1916).
- SAUVAGEAU (C.). — Sur le développement de quelques Phéosporées (*Bull. St. Biol. d'Arcachon*, 26, p. 253, 1929).
- Sur quelques Algues phéosporées de la rade de Villefranche. *Ibid.*, 28, p. 7, 1931).
- SCHUSSNIG (Br.). — Der Generations und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen (*Oesterr. bot. Zeitschr.*, 1930).

- SCHUSSNIG (Br.). — Discussion on nuclear phases and alternation in Algae (*Intern. bot. Congr. Cambridge, 1930*).
- SVEDELIUS (N.). — Zytologisch-Entwicklungsgeschichtl. Studien über *Scinaia furcellata* (*Nova Acta Regiae Societatis Scient. Upsaliens.*, ser. IV, vol. 4, p. 1-55, 1915).
- Alternation of generations in relation to reduction division (*Bot. Gaz.*, 83, p. 362-384, 1927).
  - Discussion on nuclear phases and alternation in *Algae. Rhodophyceae*. (*Abstracts of communic. V. Intern. Bot. Congress, Cambridge, 1930*).
  - Nuclear phases and alternation in the Rhodophyceae (*Beih. z. bot. Centralbl.*, 48, p. 38-60, 1932).
- YAMANOUCHI (S.). — The life history of *Polysiphonia violacea* (*Bot. Gaz.*, 42, 1906).
-

## CHAPITRE XXII

### LES ALGUES FOSSILES

---

Les Algues représentent des Végétaux inférieurs dont on peut supposer avec vraisemblance que dérivent tous les autres et l'on doit s'attendre par conséquent à les voir figurer très nombreuses dans les périodes géologiques les plus anciennes. Cependant les tissus des Algues ne se prêtent guère en général à la fossilisation, c'est pourquoi nombre d'empreintes anciennes attribuées aux Algues ne possèdent pas des caractères suffisamment nets pour que leur origine soit établie avec certitude. Il a été démontré que beaucoup de ces impressions dans les dépôts anciens correspondaient en réalité à des traces et à des pistes d'animaux marins marquées sur le sable ou la vase, ou bien encore à des rides d'origine purement mécanique dues à l'agitation de l'eau.

Les Algues fossiles authentiques sont d'autre part difficiles à classer, parce que des caractères essentiels comme ceux de la pigmentation et des chromatophores font presque toujours défaut. C'est ainsi que le genre *Sphaerocodium* considéré par différents auteurs comme une Siphonée du groupe des Codiacées ne serait en réalité qu'un amas de différentes espèces de *Girvanella*, c'est-à-dire de Cyanophycées (PIA, 1924). Les Algues découvertes par RENAULT et BERTRAND dans les charbons bitumineux ou « bog-heads » d'Autun et qui furent désignées sous les noms de *Pila* et de *Reinschia* ont une structure analogue à celle des *Gomphosphaeria*, genre actuel du groupe des Cyanophycées. L'attribution aux Cyanophycées n'est cependant pas certaine et ZALESSKY est d'avis que le genre *Pila* ne se distingue pas, au point de vue morphologique, des *Botryococcus* actuels (Hétérokon-tées).

Les observations de ZALESSKY confirment du moins absolument les vues des savants français B. RENAULT et Ch. E. BERTRAND sur la nature algale des *Pila* et des *Reinschia*. Cette confirmation était intéressante à fournir, car certains paléobotanistes avaient admis que les genres en question représentaient des spores à exines réticulées.

Parmi les Algues supérieures découvertes dans les dépôts paléozoïques, il faut citer des thalles comparables à ceux de l'*Himanthalia lorea* actuel, dont les conceptacles contiennent des oogones à une seule oosphère et qui

proviennent d'un charbon d'âge permien du bassin de Kouznetsk (ZALESSKY, 1916). Les *Haliserites* sont des empreintes problématiques du Dévonien. Les *Algites* et les *Chondrites* ont une position systématique douteuse (Fuca-cées, Floridées, Laminariacées). Les terrains siluriens et dévoniens du Canada et de la Grande-Bretagne contiennent le genre *Nematophycus* Car-ruthers dont la place parmi les Algues est également indéterminée (il s'agit probablement d'une Phéophycée). On trouve des axes qui atteignent près de 1 mètre de diamètre, c'est-à-dire qu'aucune Algue actuelle ne peut lui être comparée par la taille.

Il est intéressant de pouvoir identifier les Algues fossiles avec des formes actuelles, mais il est surtout important de connaître le rôle des Algues dans la formation des roches. A cet égard, les Algues fossiles les mieux conservées, celles qui d'autre part tiennent une place plus ou moins grande dans l'édification des roches, sont les Diatomées, les Silicoflagellés et les Coccolithinées, les Cyanophycées, les Characées, et enfin surtout les Algues calcaires proprement dites.

Les Diatomées sont connues dans les périodes récentes (mésozoïques), où elles sont admirablement conservées dans certains dépôts. Elles manquent dans les terrains paléozoïques et les plus anciennes proviennent du Lias supérieur du Wurtemberg (ROTHPLETZ). Comme elles sont, dès le début, analogues aux formes actuelles, sinon semblables, elles ne fournissent pas beaucoup de renseignements sur l'évolution. Leur origine est obscure et il est assez remarquable de noter leur absence dans les terrains carbonifères qui semblent *a priori* favorables à la conservation des carapaces. Il semble donc que les Diatomées soient un groupe relativement récent.

Ce que l'on sait du rôle des Diatomées dans la formation des roches est relativement peu important d'une manière générale. Elles se rencontrent surtout dans les terrains sédimentaires d'origine lacustre. L. CAYEUX a signalé récemment des Diatomées dans différentes roches riches en silice (gaizes, meulière), où la plupart des carapaces ont dû être dissoutes et ne sont demeurées reconnaissables que d'une manière extrêmement rare. D'autres découvertes de ce genre pourraient accroître la part attribuée aux Diatomées dans la genèse des terrains.

Les autres organismes de nature algale ayant pu fournir de la silice ou du calcaire aux sédiments sont les Silicoflagellés, à peine connus à l'état fossile, les Chrysomonadinées, dont certains kystes ont été décrits récemment par DEFLANDRE (1932), les Coccolithinées, découvertes à l'état fossile par EHRENBERG (1836), et qui se déposent encore à l'heure actuelle sur le fond des mers, comme l'ont montré les dragages du *Challenger*. Les restes des Coccolithinées constituent une fraction très importante des boues à Globigérines et à Pteropodes. Les Coccolithes et les Rhabdolithes abondent non seulement dans la craie, mais encore dans les terrains tertiaires. Louis DANGEARD (1931) vient de signaler leurs carapaces parfaitement conservées dans la série oligocène laguno-lacustre de la Limagne, ce qui est

intéressant, car la grande majorité des Coccolithinées actuelles sont marines. L'existence de ce groupe remonterait au Silurien.

Les Cyanophycées ou Algues bleues (*Phormidium*, *Rivularia*, *Schizothrix*) peuvent provoquer un dépôt calcaire dans certains lacs d'eau douce actuels et c'est à des concrétions ayant cette origine que l'on attribue la formation de travertins fossiles comme celui de Sézanne : cependant toute trace d'Algues a disparu de ces derniers. Le rôle des Cyanophycées et même leur présence à l'état fossile dans les terrains anciens est très discuté. PIA (1924) les considère comme très importantes pour la formation des roches. Les restes connus dans l'Algonkien et le Cambrien sous le nom de *Cryptozoon* appartiendraient à des Algues de ce groupe et les *Girvanella* du Silurien, qui sont des filaments microscopiques entre-mêlés, seraient des Cyanophycées. Ces Algues compteraient parmi les organismes les plus anciens du globe.

Les Characées sont connues à l'état fossile par des restes de l'appareil végétatif et par des oogones. Ces derniers sont connus depuis le Trias jusqu'à l'époque actuelle. Ils sont extrêmement abondants dans les meulières des environs de Paris. Les *Charales* représentent vraisemblablement un groupe très ancien, sans doute primitivement marin et qui s'est confiné aujourd'hui dans les eaux douces ou saumâtres.

Les Algues calcaires proprement dites appartiennent à deux groupes très différents : les unes sont des Floridées dont le thalle fortement calcifié contient un pigment rouge, les autres sont des Chlorophycées appartenant aux Siphonées et renfermant du pigment vert.

Les Floridées calcaires sont des Cryptonémiées ou des Némaliées. Les premières, bien représentées encore à l'heure actuelle, renferment les genres principaux *Lithothamnion*, *Lithophyllum*, *Melobesia*, *Corallina*, *Jania*, *Amphiroa*, etc. On les voit apparaître dès le Silurien avec le genre *Solenopora* qui représente peut-être l'ancêtre des Lithothamniées. La structure a beaucoup d'analogie avec celle des Mélobésiées tertiaires et actuelles. On trouve des *Solenopora* dans l'Ordovicien, dans le calcaire carbonifère tournaisien, etc. Les *Solenopora* sont connus également au jurassique : par exemple dans les Ardennes et dans les environs de Mortagne. La couleur rose est souvent conservée sur ces échantillons fossiles, mais elle s'altère très rapidement et disparaît à la lumière.

Une espèce d'*Archaeolithothamnion* et une espèce de *Lithophyllum* (genre actuel) ont été découvertes par M. FOSLIE dans le calcaire carbonifère de Belgique. Au crétacé, le genre *Archaeolithothamnion* est abondant, représenté par de nombreuses espèces, dans la craie de Maestricht, dans le Sénonien du Var, dans le Cénomaniens de la Sarthe. A l'éocène, les genres actuels *Lithothamnion* et *Lithophyllum* jouent un rôle important dans tout le bassin méditerranéen (M<sup>me</sup> LEMOINE).

Les Algues calcaires du groupe des Chlorophycées forment en majorité ce qu'on appelle les Siphonées verticillées ou Dasycladacées. Quelques-unes seulement font partie d'une subdivision différente, celle des Codiacées,

dans laquelle le thalle est ordinairement moins calcifié et qui appartiennent aux Siphonées véritables, non cloisonnées.

Les Dasycladacées ont laissé des débris extrêmement abondants dans toutes les formations marines et même saumâtres du tertiaire parisien. Leurs restes avaient été attribués autrefois à des Polypiers ou à des Foraminifères. C'est MUNIER-CHALMAS (1897), aidé des conseils de Ed. BORNET qui les a reconnus pour des Algues Siphonées calcaires analogues à celles qui vivent actuellement dans les mers chaudes. MUNIER-CHALMAS a démontré l'analogie complète entre le genre fossile *Polytripa* et les *Cymopolia* actuels. Les *Acicularia* (fig. 381) ont été distingués à l'état fossile, avant d'être reconnus dans la nature actuelle où ils font partie de la flore marine des Antilles. Ils ressemblent beaucoup aux *Acetabularia* actuels de la Méditerranée et des mers tropicales. Ce qui est conservé la plupart du temps chez les Dasycladées, ce sont les membranes des sporanges ; d'autre part les sporanges sont fréquemment soudés ensemble dans un même verticille et la réunion des verticilles entre eux forme un tube résistant, dont les parois sont traversées par des canaux radiaires correspondant aux rameaux secondaires stériles et sont creusées de cavités sur l'emplacement des sporanges.

Les Dasycladacées sont connues dès le silurien ; elles jouent un rôle prépondérant au permo-trias et elles sont de nouveau abondantes à l'éocène. Les principaux genres paléozoïques sont les *Vermiporella*, *Dasyoporella*, *Palaeoporella*. Les genres actuels sont représentés au crétacé par les *Neomeris* et au Tertiaire par les *Acicularia*, *Cymopolia*, tandis que les genres uniquement fossiles sont les *Dactylopora*, *Larvaria*, *Lemoinella*, etc. MORELLET (1913) a décrit dans le Tertiaire parisien 26 espèces appartenant aux Dasycladées, Bornétellées et Acétabulariées, groupes connus encore actuellement et à deux tribus connues seulement à l'état fossile.

Les Dasycladacées actuelles sont essentiellement des Algues de mers tropicales. Il en est de même pour la plupart des Codiacées, sauf pour le genre *Codium* dont certaines espèces vivent dans les mers tempérées. Les principales Codiacées connues à l'état fossile sont les *Penicillus*, découverts par MUNIER-CHALMAS, les *Ovulites* et les *Halimeda*.

Les Algues ont pu intervenir non seulement dans la formation des roches

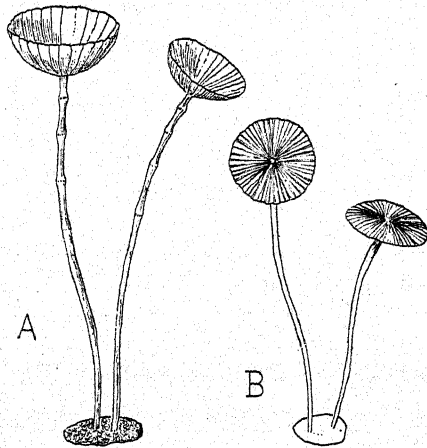


FIG. 381. — A. *Acetabularia Caliculus* Quoy et G.,  $\times 2,3$ . — B. *Acicularia Schenckii* (Möb.) Solms,  $\times 1,8$ , d'après BÖRGESSEN (1913).

calcaires ou siliceuses, mais encore dans la constitution de sédiments charbonneux ou bitumineux, ou de schistes spéciaux formés presque exclusivement par des Algues. Ce sont alors des Algues planctoniques analogues, aux « fleurs d'eau » actuelles qui ont formé ces dépôts parfois très importants et elles peuvent être associées à d'autres espèces vivant sur le fond telles qu'on en trouve dans certains lacs actuels. Dans le cas des « bogheads » ou charbons d'Algues, il s'est déposé une matière humique abondante qui englobe les Algues conservées. D'autres roches d'origine algale (sapropélites fossiles) peuvent consister en une accumulation, à l'état presque pur, de thalles microscopiques appartenant à des Cyanophycées. Ainsi dans la *Kuckersite*, décrite par ZALESSKY (1917), il s'agit d'un schiste dont la plus grande masse est composée de colonies muqueuses d'une Algue rappelant les *Gloeocapsa* actuels. On trouve en effet autour de certaines cellules, « un système d'enveloppes enchassées plus ou moins mucifiées, entièrement semblables à celles qu'on observe chez les Algues Cyanophycées des genres actuels de *Gloeocapsa*, *Anthophysalis*, *Placoma* et *Gloeotheca* ».

Il est intéressant de constater la formation actuelle, dans certains lacs, de « sapropèles », c'est-à-dire d'une sorte de vase organique qui se dépose à la suite du développement abondant d'Algues planctoniques ou benthiques. Ces dépôts permettent d'expliquer la formation ancienne de bogheads ou de sapropélites.

Dans un petit lac de Russie, connu sous le nom de lac Beloé, se dépose actuellement une grande accumulation de sapropèle qui peut atteindre dans certains endroits jusqu'à 9 mètres d'épaisseur. Le savant russe ZALESSKY attribue à des Cyanophycées des genres *Chroococcus*, *Microcystis*, *Aphanothece*, la formation de ces dépôts. Ces Algues peuvent former des « fleurs d'eau », puis elles finissent par descendre sur le fond, où elles continuent à vivre un certain temps et constituent le « zoopèle » ou vase vivante que l'on trouve sur le fond et qui contribue à l'accroissement du sapropèle.

Dans d'autres lacs, c'est le *Botryococcus Braunii*, Algue Hétérokontée planctonique, qui est l'agent principal de la formation du sapropèle. Cette Algue, riche en huile, flotte facilement et forme une sorte de mousse que le vent chasse et qui se dépose sur les bords du lac. Une partie s'amasse d'autre part sur le fond. Ce *Botryococcus* est presque identifiable avec les *Pila* et les *Reinschia* fossiles décrits dans les bogheads par RENAULT. Le Dr THIESSEN a décrit sous le nom d'*Eleophyton coorongiana*, une Algue découverte dans les lacs et dans les lagunes salées de l'Australie méridionale, où elle produit un dépôt connu sous le nom de *coorongite*. L'*Eleophyton* ne serait, d'après ZALESSKY, qu'une espèce de *Botryococcus*.

Un autre sapropélite fossile est celui que ZALESSKY (1917) a nommé *clostérite*. Il s'agit d'une sorte de charbon qui rappelle le boghead et dont la masse cannelle-rougeâtre est composée d'une accumulation d'Algues Protococcacées parmi lesquelles sont disséminés des individus facilement reconnaissables du genre actuel *Closterium*. La conservation est telle que

« dans certaines cellules on peut apercevoir les restes du chromatophore qui a une coloration brun-rouge et qui est muni de quelques côtes longitudinales ». Les pyrénoides eux-mêmes sont visibles, bien que d'une manière un peu douteuse.

Le rôle des Algues a donc été grand dans la formation des roches sédimentaires. Lorsqu'il s'agit de roches calcaires formées presque uniquement par des débris de Mélobésiées, de roches siliceuses comme la randanite, de bogheads ou de sapropélites, les Algues sont évidemment au premier plan. Cependant ces exemples sont encore limités, tandis que l'on a des raisons de croire que les Algues ont pu intervenir d'une manière très importante dans la sédimentation ancienne où les débris de bonne conservation sont rares ou d'une interprétation très délicate. Ainsi WALCOTT (1914) admet que les Bactéries et les Algues ont joué un grand rôle dans la formation des calcaires précambriens de l'Amérique du Nord. Des récifs dus à l'activité d'Algues inférieures (*Chlorellopsis*, Cyanophycées) ont d'ailleurs été signalés non seulement dans le Précambrien d'Amérique (WALCOTT), mais encore dans les couches lacustres du Miocène d'Allemagne (REIS), dans les formations éocènes lacustres d'Amérique (BRADLEY) dans l'oolithe ferrugineuse de Normandie (Louis DANGEARD).

Des travaux récents montrent l'importance des Algues dans des exemples où leur rôle n'était pas soupçonné jusque-là. Ainsi L. CAYEUX a montré (1929) que les *Calcisphères*, organismes paléozoïques précédemment attribués aux Protozoaires, doivent être rattachées aux Algues Siphonées : ce seraient des Algues calcaires, microscopiques et unicellulaires. L. CAYEUX est d'avis que la sédimentation organique pendant le Dévonien et le Carbonifère a réservé une très grande place aux Algues calcaires. Or ces périodes étaient déjà celles de l'apparition des premiers Végétaux vasculaires. Les époques antérieures ont dû, semble-t-il, à plus forte raison, se distinguer par l'abondance et la variété des Algues et par leur rôle édificateur.

## BIBLIOGRAPHIE

### LES ALGUES FOSSILES.

- BERTRAND (C. E.). — Conférences sur les Charbons de terre I. Les Bogheads à Algues (*Mém. Soc. Belge Géol.*, vol. VII, p. 45, 1893).
- BERTRAND et RENAULT (B.). — *Pila bibractensis* et le Boghead d'Autun (*Bull. Soc. hist. Nat. d'Autun*, vol. V, p. 195, 1892).
- BIGOT (A.). — Les récifs en coupole du Cambrien de Cartaret et les récifs de *Chlorellopsis* (*Bull. mens. de la Soc. linn. de Normandie*, 8<sup>e</sup> s., t. II, 1929).
- BOYER (C. S.). — List of quaternary and tertiary diatomaceae from deposits of Southern Canada (Victoria Memorial Museum, *Museum Bull.* 45 (Biol. ser. 12) 26 p. table, 1927).

- BRADLEY WILMOTT (H.). — Algae reefs and oolites of the Green River Formation (*U. S. Geol. Surv. Prof. Paper*, p. 154, 1929).
- Freshwater algae from the Green River formation of Colorado (*Bull. Torrey Bot. Club.*, 56 (8), p. 421-428, 1929).
- CARPENTIER (A.). — Revue des travaux de Paléontologie végétale publiés dans le cours des années 1910-1919, 1<sup>re</sup> partie Paléozoïque ; 2<sup>e</sup> partie Mésozoïque (*Rev. génér. de Bot.*, 34-35, 1922-1923).
- CAYEUX (L.). — Introduction à l'étude pétrographique des roches sédimentaires (*Mémoires, Carte géologique de France*, pp. 325-352, Paris, 1916).
- Existence de Diatomées dans les caillasses du calcaire grossier des environs de Paris (*C. R. Ac. Sc.*, 180, p. 1671, 1925).
- Existence de Diatomées dans les meulrières des environs de Paris. Origine organique de la silice des meulrières (*Ibid.*, 180, p. 1953, 1925).
- Les Calcisphères typiques sont des Algues siphonnées (*C. R. Ac. Sc.*, 188, p. 594, 1929).
- Existence de deux groupes d'Algues à structure conservée dans le « Système schisto-calcaire » du Congo français (*Ibid.*, 190, p. 231-235, 1930).
- COSTANTIN (J.). — Sur les Siphonnées calcaires fossiles de Munier-Chalmas (*C. R. Ac. Sc.*, 170, p. 1028, 1920).
- GRAMER. — Ueber die verticillirten Siphoneen besonders *Neomeris* und *Cymopolia* (*Neue Denkschr. der schweiz. naturf. Gesellsch.*, Bd. XXX, 1887).
- DANGEARD (Louis). — Sur les Solénopores du Jurassique de Mortagne (Orne) (*Bull. Soc. Géol. Fr.*, 4<sup>e</sup> s., t. XXX, p. 437, 1930).
- Récifs et galets d'Algues dans l'oolithe ferrugineuse de Normandie (*C. R. Ac. Sc.*, 190, 1930).
- Sur la présence de nombreux sporanges de Siphonnées verticillées dans les formations oolithiques du Jurassique supérieur (*Extr. du 64<sup>e</sup> Congrès des Sociétés savantes*, p. 148, 1931).
- Sur la présence de lits à Coccolithes et Coccosphères dans la série oligocène laguno-lacustre de la Limagne (*C. R. Ac. Sc.*, 192, p. 1745, 1931).
- DEFLANDRE (G.). — *Litharchaeocystis costata* nov. g. sp. Chrysophycée marine fossile. Remarques sur les Chrysostomatacées (*C. R. Ac. Sc.*, 194 p. 1273, 1932).
- DOLLFUS (G. F. et FRITEL (P. H.). — Catalogue raisonné des Characées fossiles du Bassin de Paris (*Bull. Soc. Géol. Fr. R. 4*, Bd. 19, p. 143, 1919).
- DOUVILLÉ (H.). — Un nouveau genre d'Algues calcaires (*C. R. somm. Soc. Géol. Fr.*, 16, pp. 169-170, 1924).
- FLICHE (P.). — Sur une algue fossile du Sinémurien (*C. R. Ac. Sc.*, 148, pp. 210-212, 1909).
- FRITEL (P. H.). — Sur des restes fossiles paléozoïques recueillis en Ouadaï par la mission du lieut. col. Grossard (*Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, 30, pp. 117-118, 1924).
- GARDNER (N. L.). — Two new fossil algae from the miocene (*Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, 75 pp. 361-363, pl. 25, 1923).
- GEMBEINHARDT (J.). — Organismen formen auf der Grenze zwischen Radiolarien und Flagellaten (*Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, Bd. 49, Heft 2, p. 103, 1931).

- HANNA (G. Dallas). — Silicoflagellatae from the cretaceous of California (*The Journal of Paleontology*, vol. I, n° 4, USA, 1928).
- HANNA et WILLIAM (M. G.). — Miogène Marine Diatoms from Maria Madre Island Mexico (*Proceed. Calif. Acad. of. sc.*, vol. XV. p. 115-193, pl. 11-21, 1926).
- HAUTPICK (E. DE). — Note sur le minerai bitumineux dit « coorongite » et sur son témoignage de la formation du pétrole (*Bull. Soc. Géol. Fr.*, 4<sup>e</sup> s., t. XXVI, 1926).
- LE MAITRE (D. M<sup>lle</sup>). — Sur la présence d'Algues et de Foraminifères du genre *Endothyra* dans les calcaires d'âge dévonien (*C. R. Ac. Sc.*, t. 190, p. 763, 1930).
- LEMOINE (M<sup>me</sup> Paul). — Les Algues dans la formation des dépôts calcaires *Rev. génér. des Sc.*, 30 août 1911, p. 645-650).
- Contribution à l'étude des Corallinacées fossiles (*Bull. Soc. Géol. Fr.*, 4<sup>e</sup> s., XVIII, pp. 244-245, 1917).
  - Sur la présence de plages à *Lithothamnium* à 18 m. au-dessus du niveau actuel de la mer (*Bull. Mus. Nation. d'Hist. Nat.*, p. 181-182, Paris 1923).
  - Les Mélobésiées de la craie de Maestricht (*C. R. Congr. Soc. sav. Sciences*, p. 116, 1926).
  - Les Solénopores du Jurassique de France (*B. S. Géol. Fr.*, 4<sup>e</sup> s., t. 27, p. 406, 1927).
  - Contribution à l'étude des Corallinacées fossiles (*Ibid.*, XXVI, p. 213, 1926 et XXIX, p. 263, 1929).
- MORELLET (L.) et (J.). — Les Dasycladacées du tertiaire parisien (*Mém. Soc. Géol. Fr. Mém.*, n° 47, 1913).
- Nouvelle contribution à l'étude des Dasycladacées tertiaires (*Mém. Soc. Géol. Fr. mém.*, n° 58, Paris, 1922).
- MUNIER-CHALMAS. — Observations sur les Algues calcaires appartenant au groupe des Siphonées verticillées et confondues avec les Foraminifères (*C. R. Ac. Sc.*, 1877, p. 814-817).
- PELOURDE (F.). — Paléontologie végétale. Cryptogames cellulaires et Cryptogames vasculaires (*Encyclop. scient. O. Doin*, éd. Paris, 1914).
- PFENDER (J.). — Sur une formation quaternaire marine des côtes de Provence (*Bull. Soc. Géol. Fr.*, 4 p. 193-197, pl. VIII-IX, 1924).
- Les Solénopores du Jurassique supérieur en Basse-Provence calcaire et celles du Bassin de Paris (*Bull. Soc. Géol. Fr.*, 4<sup>e</sup> s., t. XXX, n° 3-4, p. 149, 1930).
- PIA (J.). — Die Siphoneae verticillatae vom Karbon bis zur Kreide (*Abh. d. zool. bot. Ges. Wien*, II, 1920).
- Einige neue oder ungenugend bekannte Siphoneae verticillatae aus dem mitteleuropäischen Jura (*Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 38, pp. 82-88, 1 pl. 1924).
  - Geologisches Alter und Geographische Verbreitung der wichtigsten Algengruppen (*Österr. bot. Zeit.*, 73, p. 174, 1924).
  - Pflanzcn als Gesteinbildner (Berlin, 1926).
- RAINERI RITA. — Alghe fossili mioceniche di Cirenaica raccolte dall. Ing. C. Crema (*Nuova Notarisia*, 35 pp. 38-46, 17 fig., 1924).

- RENAULT (B.). — Recherches sur les Bactériacées fossiles (*Ann. Sc. Nat.*, Sér. 8, Bot. vol. II, p. 275, 1896).
- Sur quelques nouveaux Champignons et algues fossiles de l'époque houillère (*Ibid.*, vol. 136, p. 904, 1903).
- RUTHERFORD (R. L.). — Pré-Cambrian algal structures (*Americ. Journ. Sc.*, 17, p. 258-259, 1929).
- SCOTT (D. H.). — The present position of Palaeozoic Botany (*Progressus rei botanicae*, Bd. I, p. 139, 1907).
- SEEWARD. — Fossil plants, 4 vol. 1898-1919.
- SOLMS-LAUBACH (H.). — Über die Algengenera *Cymopolia*, *Neomeris* und *Bornetella* (*Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg.*, vol. XI, 1893).
- WALCOTT (Ch.). — Pre-Cambrian Algonkian algal flora (*Smithsonian Miscellaneous Collections*, 64, n° 2, pp. 77-136, pl. 4-23, 1914).
- Pre-Devonian palaeozoic formations of the Cordillier an provinces of Canada (*Smith. Misc. Coll.*, vol. 75, 1928).
- ZALESSKY (M. D.). — Sur quelques sapropélites fossiles (*Bull. Soc. Géol. Fr.*, 4<sup>e</sup> série, p. 375, 1918).
- Sur les nouvelles Algues découvertes dans le Sapropélogène du lac Beloe (Hauteurs de Valdai et sur une Algue Sapropélogène *Botryococcus Braunii* Kützing) (*Rev. Gén. de Bot.*, 38, p. 31, 1926).
- Premières observations microscopiques sur le schiste bitumineux du Vosgien inférieur (*Ann. S. G. N.*, 1926, 2<sup>e</sup> liv.).
-

# TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION .....	7
CHAPITRE I. — <i>Notions générales</i> .....	9
Principaux types végétatifs .....	10
Reproduction .....	16
Cycle de développement .....	20
Ouvrages généraux .....	22
CHAPITRE II. — <i>Biologie générale</i> .....	23
Ecologie .....	23
Distribution géographique .....	25
Parasitisme et symbiose .....	26
Culture des Algues .....	32
Classification des Algues .....	35
Bibliographie .....	37
CHAPITRE III. — <i>Les Algues Flagellées</i> .....	40
Chrysophycées .....	42
Caractères généraux .....	42
Principaux types .....	45
Silico-flagellés, Coccolithinées .....	49
Classification .....	52
Bibliographie .....	53
CHAPITRE IV. — <i>Flagellophycees</i> .....	55
I. Chloromonadinées .....	55
II. Euglénidées .....	55
Caractères généraux .....	55
Division nucléaire .....	59
Appareil flagellaire .....	61
Bibliographie .....	65
CHAPITRE V. — <i>Dinophycées</i> .....	67
I. Cryptomonadinées .....	67
II. Dinoflagellés (Péridiniens) .....	68
Caractères généraux .....	68
Principaux types : .....	70
<i>Gymnodinium</i> et <i>Peridinium</i> .....	71
<i>Ceratium</i> : division nucléaire .....	73

	Pages
<i>Polykrikos</i> , appareil flagellaire .....	78
Noctiluques .....	79
Blastodiniens (Péridiniens parasites).....	80
Classification .....	83
Bibliographie .....	83
CHAPITRE VI. — <i>Bacillariophycées</i> .....	86
Bacillariales (Diatomées) .....	86
Caractères généraux .....	86
Organisation interne.....	88
Motilité .....	90
Multiplication et Auxosporulation .....	91
Microsporulation .....	99
Classification et principaux types .....	101
1. Pennées .....	101
2. Centriques .....	104
Bibliographie .....	108
CHAPITRE VII. — <i>Xanthophycées</i> (Hétérokontées).....	111
Caractères généraux .....	111
Rhizochloridales .....	113
Hétérococcales et Hétérocapsales .....	114
Hétérotrichales .....	118
Bibliographie .....	121
CHAPITRE VIII. — <i>Chlorophycées</i> : Classification .....	123
I. Volvocales .....	124
1. Polyblépharidées .....	124
2. Chlamydomonadinées .....	126
3. Volvocacées .....	129
4. Palmellacées .....	135
II. Protococcales .....	136
1. Zoosporinées .....	136
2. Autosporinées .....	139
Classification des Volvocales et des Protococcales.....	143
Bibliographie .....	143
CHAPITRE IX. — <i>Chlorophycées</i> (Suite) .....	146
III. Ulothricales .....	146
1. Ulothricacées .....	147
2. Cylirocapsacées .....	149
3. Prasiolacées .....	149
4. Ulvacées .....	150
5. Chaetophoracées .....	153
Chaetophorées .....	154
Reproduction .....	156
Trentepohliacées .....	159
6. Œdogoniacées .....	161
Bibliographie .....	165

	Pages
CHAPITRE X. — <i>Chlorophycées</i> (Suite) .....	167
IV. Siphonocladales .....	167
1. Cladophoracées .....	167
2. Siphonocladacées .....	171
3. Valoniacées .....	173
4. Dasycladacées .....	174
Sphaeroplécées .....	175
Bibliographie .....	176
CHAPITRE XI. — <i>Chlorophycées</i> (Suite) .....	178
V. Siphonales .....	178
Caractères généraux :	
<i>Vaucheria</i> et <i>Vauchériacées</i> .....	178
Classification .....	183
1. Codiacées .....	183
2. Bryopsidacées .....	185
3. Derbésiacées .....	187
4. Caulerpacées .....	188
5. <i>Vauchériacées</i> .....	190
Bibliographie .....	190
CHAPITRE XII. — <i>Chlorophycées</i> (Suite) .....	192
VI. Conjugales (Conjuguées) .....	192
Type des <i>Spirogyra</i> .....	192
Classification :	
1. Mésoténiiées .....	197
2. Desmidiées .....	198
3. Zygnémées .....	202
Bibliographie .....	205
CHAPITRE XIII. — <i>Charophycées</i> .....	208
Charales ( <i>Characées</i> ) .....	208
Morphologie .....	208
Reproduction .....	215
Bibliographie .....	221
CHAPITRE XIV. — <i>Phéophycées</i> .....	223
Caractères généraux .....	223
Classification :	
I. — Phéosporées .....	225
1. Ectocarpales .....	225
Classification et principaux types .....	235
2. Sphacélariales .....	237
3. Cutlériales .....	241
Bibliographie .....	245
CHAPITRE XV. — <i>Phéophycées</i> (Suite) .....	248
4. Laminariales .....	248
Caractères généraux .....	248
Reproduction .....	251
Principaux types .....	254

	Pages
Chordacées .....	255
Laminariacées .....	255
Utilisation, Chimie, Physiologie.....	261
5. Dictyosiphonales .....	264
6. Desmarestiales .....	265
7. Arthrocladiales .....	265
8. Sporochnales .....	267
Bibliographie .....	268
 CHAPITRE XVI. — <i>Phéophycées</i> (Suite) .....	 272
II. — Aplanosporées .....	272
1. Tilopteridales .....	272
2. Dictyotales .....	274
III. — Cyclosporées.....	280
Fucales (Fucacées) .....	280
Caractères généraux et Reproduction .....	280
Cycle de développement .....	287
Principaux types.....	288
Utilisation.....	293
Bibliographie .....	296
 CHAPITRE XVII. — <i>Rhodophycées</i> .....	 299
Caractères généraux .....	299
Iode et brome .....	302
I. Bangiacées .....	304
II. Floridées.....	308
Appareil végétatif .....	308
Caractères généraux de la reproduction .....	311
Développement des principaux types .....	317
1. <i>Acrochaetium</i> (Nemalionales) .....	317
2. <i>Nemalion</i> (Nemalionales) .....	318
3. <i>Scinaia</i> (Nemalionales) .....	320
4. <i>Dudresnaya</i> et <i>Acrosymphyton</i> (Cryptonémiales) .....	321
5. <i>Callithamnion</i> (Céramiales).....	323
6. <i>Chondrus</i> (Gigartinales) .....	324
7. <i>Chylocladia</i> (Rhodyméniales) .....	325
Cycle de développement .....	327
a) Floridées haplobiontes .....	327
b) Floridées diplobiontes .....	328
<i>Phyllophora</i> et <i>Ahnfeltia</i> .....	328
Alternance des générations et ses variations .....	329
Relations avec les autres Cryptogames .....	331
Classification .....	332
Bibliographie .....	337
 CHAPITRE XVIII. — <i>Myxophycées</i> (Cyanophycées) .....	 342
Caractères généraux .....	342
Reproduction .....	344
Classification .....	345

I. Chroococcacées .....	346
II. Chamaesiphonées .....	348
III. Hormogonées .....	348
1. Homocystées (Oscillariées) .....	348
2. Anhomocystées (Nostocacées) .....	350
Bibliographie .....	357
CHAPITRE XIX. — <i>Cytologie</i> .....	359
Différenciation des cellules .....	359
La membrane .....	362
Le cytoplasme .....	364
Le noyau .....	372
Le vacuome .....	374
Enclaves diverses et produits du métabolisme .....	378
Bibliographie .....	383
CHAPITRE XX. — <i>Physiologie</i> .....	386
I. — Nutrition minérale .....	386
Perméabilité .....	387
II. — Nutrition carbonée (Photosynthèse) .....	391
Vie en profondeur .....	392
Pouvoir de synthèse des Algues .....	395
III. — Respiration, Oxydations .....	396
Oxydases .....	396
Iodovolatilisation .....	397
IV. — Sensibilité .....	398
Tropismes .....	398
Tactismes .....	398
Déplacement, motilité, mouvement protoplasmique .....	401
Irritabilité et iodogénèse .....	402
Bibliographie .....	403
CHAPITRE XXI. — <i>Sexualité, alternance des générations</i> .....	409
1. Déterminisme du sexe .....	409
2. Sexualité relative .....	412
3. Hybridation .....	415
4. Parthénogénèse .....	417
5. Alternance des générations .....	419
a) Diatomées .....	422
b) Chlorophycées .....	423
c) Phéophycées .....	424
d) Rhodophycées .....	424
Bibliographie .....	426
CHAPITRE XXII. — <i>Les Algues fossiles</i> .....	428
Bibliographie .....	433